annales de zoologie écologie animale

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON

inra

AZEA4.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75341 PARIS Cedex 07 Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J.-M. SOUPAULT

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : A. CAUDERON, G. DROUINEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie.
— S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— R. MAYER, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

Annales de Phytopathologie.

— H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie.

Annales de Zootechnie.

— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage des Porcs, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés, C. E. R. D. I. A., Le Noyer Lambert, 91300 Massy.
— G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

— G. FAUCONNEAU, Chef des Départements de Nutrition et d'Élevage.
— A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique formelle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Directeur de Recherche, Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie.

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.
— R. VIBERT, Directeur de la Station d'Hydrobiologie, 64200 Biarritz.

Annales d'Économie et de Sociologie rurales.

— D. BERGMANN, Chef du Département d'Économie et de Sociologie rurales.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1972

Vol. 4 . N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 427-481.

LES RELATIONS HÔTE-PARASITE DANS LE COUPLE *CERATITIS CAPITATA* WIEDEMANN (DIPTERA, TRYPETIDAE) ET *OPIUS CONCOLOR* SZEPLIGETTI (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

I. — Morphologie et organogenèse de *Ceratitis capitata* (développement larvaire et nymphal) et d'*Opius concolor* (développement embryonnaire et larvaire)

Josette CALS-USCIATI

Laboratoire de Zoologie,
Université de Paris VI, 9, Quai Saint-Bernard,
75005 Paris

RÉSUMÉ

Dans une première étape de l'étude des relations hôte-parasite dans le couple *Ceratitis capitata-Opius concolor*, le développement larvaire et nymphal de l'hôte et embryonnaire et larvaire du parasite sont décrits en détail. L'utilisation de colorations cuticulaires et tissulaires est appliquée pour la première fois à l'étude des insectes d'un couple hôte-parasite en vue d'apprécier leurs relations physiologiques.

La comparaison des structures cuticulaires des larves de *C. capitata* a permis de préciser les caractères qui définissent chacun des trois stades larvaires. Une lignée cellulaire épidermique, correspondant à la ligne de déhiscence du puparium, est mise en évidence ; son évolution est suivie au cours des deux derniers stades. Les structures cuticulaires ont été étudiées par des méthodes cytologiques, lors de la formation du puparium, afin de suivre l'évolution de l'infracuticule. Des méthodes d'observation cuticulaire, appliquées à la nymphe, permettent une meilleure définition des caractères structuraux nécessaires pour la diagnose des phases du développement nymphal.

L'étude de la morphologie embryonnaire et du développement morphologique et organogénétique des larves d'*O. concolor* a conduit à une connaissance précise de la phénoménologie et de la chronologie du développement de ce Braconide. L'anatomie des larves a pu être décrite dès le premier stade, *in toto*, et au niveau cellulaire. L'existence de quatre stades larvaires a été mise en évidence.

INTRODUCTION

Les diptères Trypetidae sont parmi les ravageurs les plus importants des cultures fruitières dans les régions tropicales, subtropicales et méditerranéennes. L'espèce *Ceratitis capitata* WIED. est probablement celle qui est la plus répandue et dont la

nocivité est la plus importante sur le plan mondial. Pour de nombreuses raisons, parmi lesquelles on peut citer le mode de vie des larves à l'intérieur des tissus végétaux et la très large polyphagie de l'espèce, les méthodes de lutte biologique ont été considérées depuis longtemps comme les plus intéressantes pour s'opposer à la multiplication de cette espèce et, depuis les travaux fondamentaux de MARCHAL (1910-1911) et de SILVESTRI (1913) en Europe, des Américains BACK et PEMBERTON (1917) aux îles Hawaii, les recherches dans ce domaine se sont beaucoup développées.

Parmi les ennemis naturels de *C. capitata*, le Braconide *Opius concolor* SZEPL., qui est aussi un parasite de la mouche de l'olive *Dacus oleae* GMEL., a fait l'objet d'une série de travaux dans les laboratoires de l'I. N. R. A. à Antibes. Après l'acquisition des données fondamentales sur sa biologie, en élevage de laboratoire et dans la nature (BILIOTTI et DELANOUE, 1959 ; DELANOUE, 1960 *b*, 1964 ; ARAMBOURG, 1962, 1964), des techniques d'élevage industriel ont été mises au point et des essais d'utilisation dans les conditions naturelles contre *Dacus oleae* ont été réalisés (DELANOUE, 1960 *a*, 1961, 1963).

Il est très rapidement apparu aux chercheurs concernés que la compréhension des phénomènes de compétition entre espèces dans la nature était rendue difficile par l'insuffisance des connaissances existant dans l'appréciation des relations liant l'hôte et le parasite et que certaines études de base portant sur la morphologie et l'anatomie des formes larvaires des deux espèces n'avaient pas été assez poussées.

Le présent travail a été entrepris pour essayer de combler ces lacunes de façon à être en mesure d'établir une analyse expérimentale du développement du couple hôte-parasite.

I. — DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET NYMPHAL DE L'HÔTE *CERATITIS CAPITATA*

I. I. — *Structures larvaires*

Le travail le plus complet concernant le développement larvaire d'un Trypétide, *Rhagoletis pomonella*, a été effectué par SNODGRASS (1924) ; on y trouvera les données bibliographiques antérieures concernant les Diptères Cyclorrhaphes les mieux étudiés. Dans la suite de cette étude, nous indiquerons les références concernant les points que nous avons particulièrement abordés ; il s'agit essentiellement de l'évolution, d'une part, des structures cuticulaires au cours des trois stades du développement larvaire, d'autre part, des lignées cellulaires épidermiques larvaires et imaginales. Nous verrons que, si l'étude des lignées cellulaires est utile pour la distinction des différentes larves, elle constitue de plus un apport original dans la mise en évidence de cellules particulières formant la ligne de déhiscence (CALS-USCIATI, 1972).

I. II. *Distinction des trois stades larvaires.*

L'observation du développement post-embryonnaire, depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'à la formation du puparium, a permis de déceler trois stades chez les genres *Musca* (WEISMANN, 1864 ; HEWITT, 1902), *Calliphora* (LOWNE, 1890-92) et *Drosophila* (BODENSTEIN, 1950). On admet qu'il en est de même chez tous les Cyclorrhaphes.

C'est ainsi que trois stades successifs ont été décrits chez les Trypetidae suivants : *Rhagoletis pomonella* (SNODGRASS, 1924), *Dacus cucurbitae* (BACK et PEMBERTON, 1917), *Ceratitis capitata* (EFFLATOUN, 1927 ; COSTANTINO, 1930 ; HANNA, 1947), *Dacus tryoni* (ANDERSON, 1963). En ce qui concerne la Cératite, cependant, les caractères du complexe buccal et des stigmates demandaient à être étudiés, d'importantes contradictions existant entre les divers travaux.

Techniques.

Les larves, lavées puis anesthésiées, sont fixées par un bain de six heures dans du liquide de Carnoy. Les colorations sont cuticulaires (noir chlorazol B).

I. III. *Le squelette céphalo-pharyngien.*

L'accent sera mis sur les caractères permettant la distinction immédiate des trois stades larvaires à la loupe binoculaire ; pour une telle comparaison, toute coloration ou décoloration cuticulaire est nuisible, le degré de mélanisation des diverses structures variant avec les différents stades. Les meilleures conditions d'observation sont réalisées par un montage des larves dans l'huile de cèdre, après dissection et déshydratation.

Au premier stade larvaire, le squelette céphalo-pharyngien n'est mélanisé en aucun point (fig. 1, A). Les dépendances cibariales sont fines ; les lames dorsales présentent deux aires plus colorées apparaissant comme deux baguettes alors très écartées ; le sclérite en H, ou sclérite de l' « hypostome », est allongé. Les crochets buccaux sont très caractéristiques de ce stade, avec une cuspide (1) arquée, précédée d'une dent subapicale développée. Les extrémités de la cuspide et de la dent subapicale sont, à ce stade, alignées avec la base des crochets, contrairement à la représentation de COSTANTINO (1930).

Au second stade larvaire, la dent subapicale est toujours plus longue que large, contrairement à ce que figure COSTANTINO, mais, elle n'est pas plus développée que la cuspide, ainsi que l'avait indiqué HANNA (1947). La base des crochets buccaux est mélanisée, de même que le sclérite en H et les dépendances cibariales, particulièrement noires dans la zone de jonction des lames dorsales et ventrales (fig. 1, B). A ce stade, le sclérite en H est trapu, les « baguettes » des lames dorsales sont plus rapprochées et plus longues qu'au stade précédent.

Au cours de ces descriptions, nous insistons sur les variations morphologiques, un tableau étant particulièrement consacré aux différentes données numériques (tabl. 1).

Chez les larves terminales, la jonction entre les lames dorsales et ventrales est mélanisée aussi bien en avant qu'en arrière (fig. 1, C) ; le sclérite en H, encore plus épais, et les crochets buccaux sont totalement pigmentés. La coloration progressive est conforme aux données de HANNA (1947) et semblable à celle qu'ont signalée BACK et PEMBERTON (1917) chez *Dacus cucurbitae.*

Chez *Ceratitis capitata,* le tranchant des crochets buccaux a été décrit soit lisse (SILVESTRI, 1913), détail identique chez *Rhagoletis* (SNODGRASS, 1924) et chez *Dacus tryoni* (ANDERSON, 1963), soit pourvu d'une denticule représentant un vestige de la dent subapicale (EFFLATOUN, 1927 ; COSTANTINO, 1930 ; HANNA, 1947), denticule figurée chez *Dacus cucurbitae* (BACK et PEMBERTON, 1917) et chez *Dacus oleae* (EFFLA-

(1) Dent apicale.

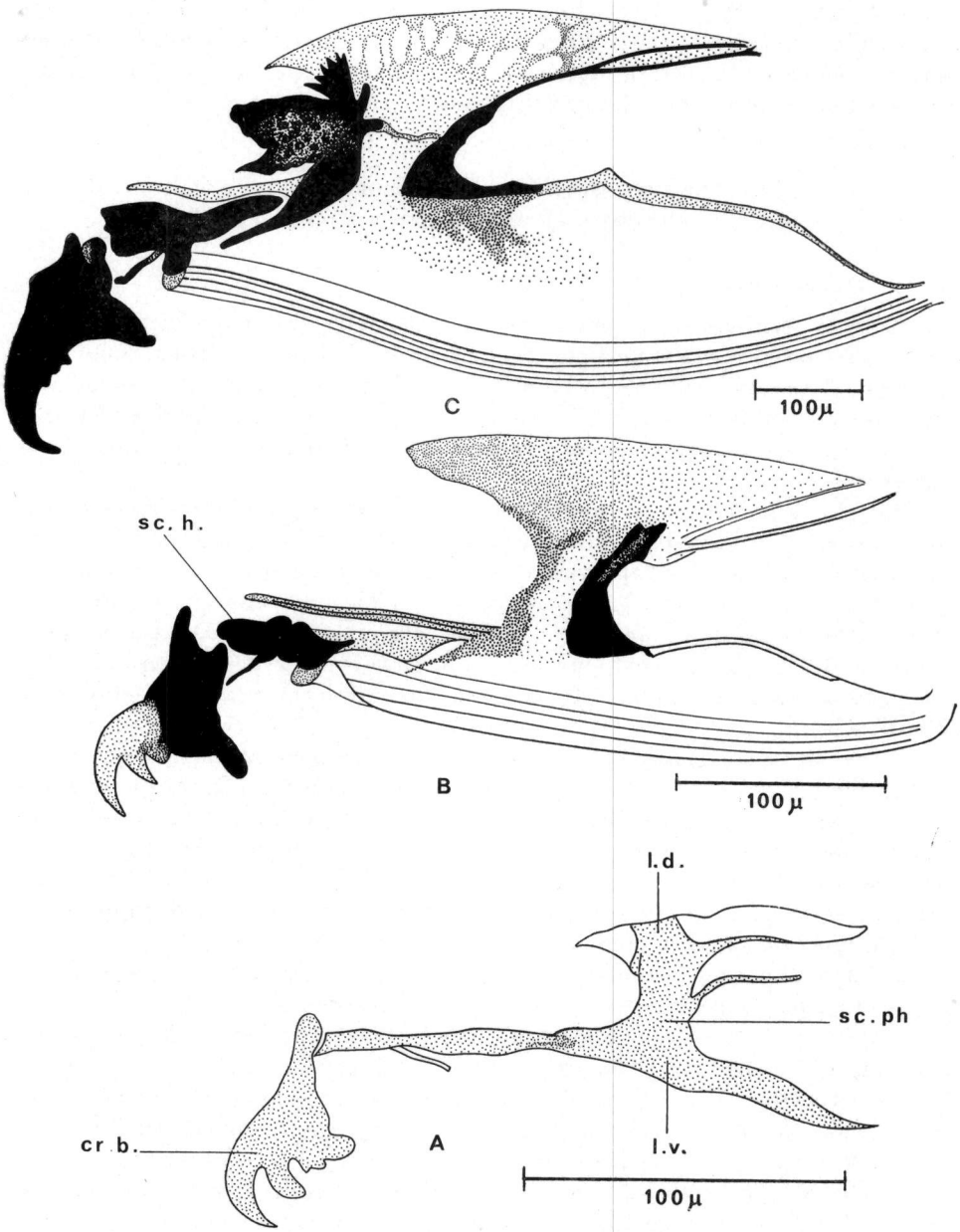


FIG. 1. — *Complexe céphalo-pharyngien des larves de* Ceratitis capitata
A : larve du premier stade. B : larve du deuxième stade. C : larve terminale.
cr. b. : crochet buccal. l. d. : lame dorsale. l. v. : lame ventrale. sc. h. : sclérite hypostomial. sc. ph. : sclérite pharyngien.

TOUN, 1927). Nous avons observé sur un nombre élevé de larves de Cératite qu'une grande partie d'entre elles ont des crochets lisses, l'autre partie, des crochets denticulés. On aurait pu se trouver là en présence d'un dimorphisme sexuel : nous avons pu vérifier qu'il n'en est rien.

En conclusion, la mélanisation des pièces sclérifiées, particulièrement celle des crochets buccaux, et les allométries de taille des différentes pièces (tabl. 1) permettent la distinction des stades larvaires de *Ceratitis capitata* suivant des critères également utilisables pour d'autres Trypetidae.

Pour qu'un profit maximum puisse être tiré de travaux similaires, il est nécessaire de préciser la méthode d'observation ainsi que la technique de dessin au sujet de laquelle nous signalons que la gradation des figurés (fig. 1) montre des différences de pigmentation et ne donne, en aucune manière, d'indication de volume.

1. 112. *Les stigmates antérieurs.*

Les stigmates antérieurs sont absents chez la larve du premier stade, contrairement à des observations antérieures (COSTANTINO, 1930). Nous avons cependant observé, *in toto*, après coloration nucléaire à l'hématoxyline, un bourgeon cellulaire à

TABLEAU I

Données numériques relatives aux pièces sclérifiées des larves de Ceratitis capitata

Stades larvaires		I	II	III
Squelette céphalo-pharyngien				
	L. cr. b.	60 µ	98 µ	220 µ
	L. sq.	200 µ	420 µ	925 µ
	$\frac{\text{L. sq.}}{\text{L. cr. b.}}$	3	4	5
Stigmate antérieur				
Ch. st.	L.	—	76 µ	133 µ
	l.	—	19 µ	80 µ
	$\frac{\text{L.}}{\text{l.}}$	—	4	1,7
Stigmate postérieur				
Nb. f. st.		2	3	3
F.	L.	13 µ	27 µ	85 µ
	l.	12 µ	13 µ	25 µ
	$\frac{\text{L.}}{\text{l.}}$	1	2	3
	D.	12 µ	64 µ	180 µ
	$\frac{\text{L.}}{\text{D.}}$	1	0,5	0,5

Ch. st. : chambre stigmatique ; D. : distance entre les fentes stigmatiques médianes ; F. : fente stigmatique médiane ; L. : longueur ; L. cr. b. : longueur du crochet buccal ; L. sq. : longueur du squelette céphalo-pharyngien ; l. : largeur ; Nb. f. st. : nombre de fentes stigmatiques. $\frac{L}{D}$: variation relative de l'écartement des stigmates d'un stade au stade suivant.

l'emplacement présomptif des stigmates antérieurs chez la larve du premier stade, observation faite chez *Dacus tryoni* par ANDERSON (1963), sur des coupes histologiques.

Chez les larves des deux derniers stades, les stigmates antérieurs font saillie sous forme d'un péritrème arqué, pourvu de papilles (Pl. I, 3). Nous savons, par les travaux réalisés sur *Rhagoletis pomonella*, que le nombre des papilles est approximativement le même chez les larves des stades II et III ; l'allongement des papilles est cependant différent selon ces stades (SNODGRASS, 1924). ANDERSON (1963) signale 11 à 14 papilles courtes chez les larves II de *Dacus tryoni* et 9 à 12 papilles « bulbeuses » au stade suivant ; mais aucune différence précise n'est indiquée entre les larves II et III de ces Trypétides en ce qui concerne la forme générale du stigmate antérieur. Chez *Ceratitis capitata*, les stigmates antérieurs sont également pourvus d'un nombre variable de papilles, 7 à 11 chez la L II ainsi que chez la L III, et l'allongement de ces papilles est différent suivant le stade. (Pl. I, 3). Par contre, un complément d'information est apporté, au sujet de la forme générale du stigmate, par l'utilisation du rapport entre la longueur de la chambre sous-stigmatique, mesurée de sa base au point de séparation des deux papilles médianes, et sa largeur minimale. Ce rapport, supérieur à 4 chez les larves du deuxième stade, est inférieur à 1,7 chez les larves terminales (tabl. 1). Il est nettement définissable sur des larves vivantes, observées dans le milieu nutritif ou dans de l'eau ; c'est en fait, le meilleur critère pour trier, à la loupe binoculaire, des séries de larves du même stade, à partir d'un lot comprenant des larves II en apolysis (Pl. I, 3) et des larves III de même taille, au 7e jour après la ponte, c'est-à-dire 5 jours après l'éclosion : on reconnaît alors très bien les larves qui sont avant la dernière mue larvaire, ou pendant, ou après.

1. 113. *Les stigmates postérieurs.*

Les stigmates postérieurs de la larve du premier stade de *Ceratitis capitata* n'ont jamais été exactement représentés. Leur observation est, en effet, délicate car elle exige l'isolement et la manipulation d'une plage de cuticule de 60 μ de diamètre environ. Nos résultats sont proches des données disponibles pour le Trypétide le mieux connu, *Rhagoletis pomonella* (SNODGRASS, 1924). Chez la larve du premier stade de la Cératite nous avons noté l'existence, pour chaque stigmate, d'un seul péritrème, avec une ébauche de division latéro-externe (fig. 2, A) et non d'une plage « chitinisée » subcirculaire portant trois fentes stigmatiques (COSTANTINO, 1930). Chaque péritrème est entouré de quatre écailles hydrofuges : deux antérieures, une postérieure et une latérale, située dans la bifurcation du péritrème sclérotinisé. Ces soies écailleuses sont simples (fig. 2, *a*) et non ramifiées (COSTANTINO, 1930).

La division du péritrème en fentes stigmatiques et la ramification des soies hydrofuges caractérisent les deux derniers stades larvaires (fig. 2, B, C). Les fentes stigmatiques, au nombre de trois chez les larves de ces stades, sont plus grandes et environ trois fois plus allongées chez la larve III que chez la larve II (tabl. 1). De plus, chez la larve terminale, le péritrème de chacune d'elles envoie vers le centre de la plage stigmatique des prolongements sclérotinisés qui forment une sorte de réseau. Le rapport de la longueur de la fente stigmatique médiane à la distance la séparant de la fente symétrique donne la variation relative de l'écartement des stigmates d'un stade au suivant. Ce rapport est voisin de 1 chez les larves du premier stade alors qu'il est deux fois plus petit chez les larves des stades suivants (tabl. 1). Les ramifications des soies hydrofuges

se multiplient du stade II au stade III, particulièrement pour les soies antérieures et postérieures sur lesquelles on observe 7 à 8 ramifications au stade II et 11 à 15 au stade III (fig. 2, *b*, *c*), alors que les soies latérales en présentent 4 à 5 chez les larves II et 5 à 7 chez les larves terminales.

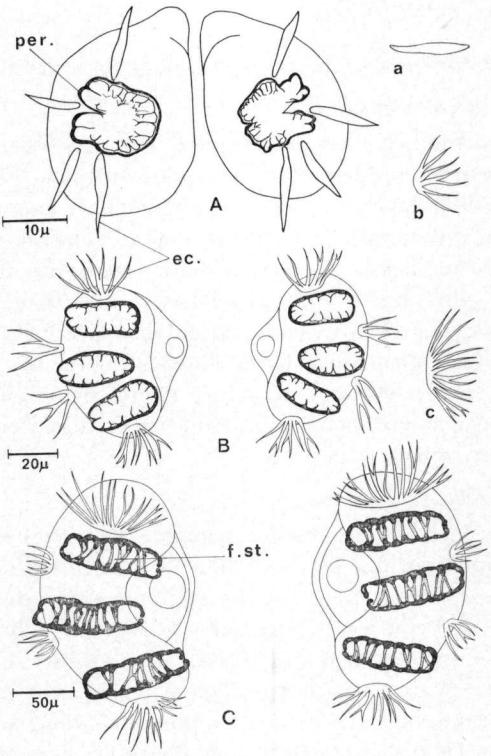


FIG. 2. — *Stigmates postérieurs des larves de* Ceratitis capitata
A (a) : larve du premier stade. B (b) : larve du stade II. C (c) : larve terminale.
a, b, c : forme des écailles postérieures des trois stades larvaires.
ec. : écaille hydrofuge. per. : péritrème. f. st. : fente stigmatique.

1. 12. *Structures tégumentaires. Techniques.*

Différents types de structures tégumentaires, déjà connus ou décrits récemment (CALS-USCIATI, 1972), ont été étudiés chez la Cératite à partir de préparations cuticulaires et tissulaires.

Une technique de préparation cuticulaire, plus fine que celles déjà signalées pour la distinction des stades larvaires, est nécessaire pour l'observation de la ligne cuticulaire correspondant à la future fente de déhiscence. Cette ligne cuticulaire n'est visible qu'après une destruction tissulaire à l'hydroxyde de potassium et une coloration progressive par une solution de noir chlorazol à 0,05 p. 100, pendant huit jours, à la température du laboratoire (MONOD et CALS, 1970).

Pour les préparations tissulaires, une technique particulière a été utilisée. Les larves anesthésiées sont fixées par une injection de liquide de Carnoy glacé (CALS, 1970), ou de formol salé, car les observations nécessitent une dissection fine avant

coloration ; les colorations ont été, soit cytoplasmiques (azur A), soit nucléaires (hématoxyline-phloxine). La technique de coloration à l'hématoxyline-phloxine, employée et communiquée par J. PASTEELS (1968), a permis d'une part l'étude de l'état de développement des îlots imaginaux à la fin de la vie larvaire et d'autre part, celle de l'évolution du clone des cellules de la ligne de déhiscence au cours des différents stades du développement (CALS-USCIATI, 1972).

1. 121. *Structures cuticulaires superficielles de la larve terminale.*

— *Impressions musculaires.*

Des impressions arrondies, plus claires que le reste du tégument, correspondent aux zones d'insertion des muscles latéraux dorso-ventraux. Elles apparaissent de chaque côté du corps de la larve, comme trois alignements longitudinaux : les lignes latérales, supérieure et inférieure, correspondent aux insertions dorsales et ventrales des fibres musculaires longues et la ligne médiane représente les insertions dorsales des fibres musculaires plus courtes qui s'attachent ventralement sur la ligne latérale inférieure. Enfin des lignes d'impressions musculaires intermétamériques correspondent aux insertions des fibres musculaires longitudinales. Ces divers alignements délimitent, de façon précise, six secteurs sur le tégument de chaque segment de la larve : un secteur dorsal, deux secteurs latéraux supérieurs, deux secteurs latéraux inférieurs et un secteur ventral (fig. 3, A).

— *Ligne de déhiscence.*

Dans les secteurs latéro-inférieurs des segments thoraciques et du 1er segment abdominal (fig. 3, A) apparaît une ligne continue où la cuticule, beaucoup plus mince, est plus claire que le tégument adjacent. Le stigmate prothoracique est dorsal par rapport à cette ligne ; par contre, des stigmates vestigiaux s'observent au voisinage et au-dessous de celle-ci. L'existence de vestiges stigmatiques n'avait jamais encore été signalée par des observateurs de morphologie externe. Leur existence était cependant prévisible car SNODGRASS (1924) avait montré la présence d'attaches entre le tégument superficiel et les troncs trachéens métamériques chez la larve de *Rhagoletis pomonella*. Sur le segment prothoracique, en avant du stigmate, et sur le segment abdominal, la ligne observée s'oriente dorsalement et s'étend sur les secteurs latéral supérieur et dorsal, tout en présentant, sur le segment abdominal, une courte bifurcation dans le secteur latéral inférieur (fig. 3, A). Ce trajet correspond exactement aux limites du clapet dorsal d'ouverture du puparium, au moment de l'éclosion de l'imago.

La préexistence, chez la larve terminale, de la future fente de déhiscence du puparium n'est pas surprenante puisque celui-ci est formé par la cuticule larvaire qui n'a pas été rejetée ; cependant, aucune structure particulière préfigurant cette formation n'avait été mise en évidence chez les larves de Diptères Cyclorrhaphes.

1. 122. *Lignées cellulaires épidermiques de la larve terminale.*

Il est bien connu qu'il existe, chez les larves de tous les insectes holométaboles, deux catégories principales de cellules : les cellules larvaires, de grande taille, formant des tissus destinés à disparaître à la nymphose, et des groupes de cellules très petites qui ont gardé leur caractère embryonnaire, (histoblastes de KÜNCKEL d'HERCULAIS, 1875-1881), (disques imaginaux de WEISMANN, 1964), et qui, ultérieurement, formeront des organes imaginaux.

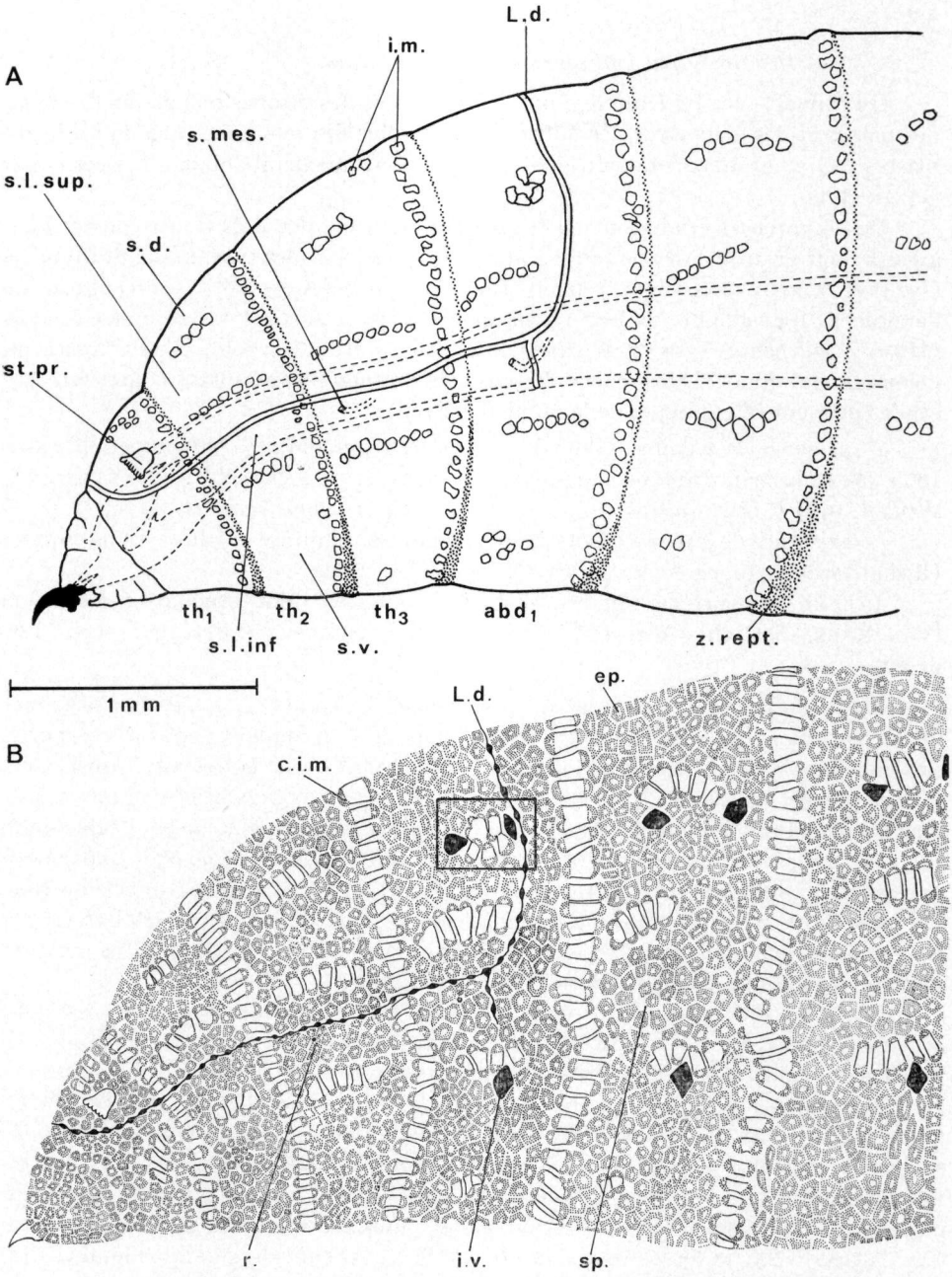


FIG. 3. — *Structures cuticulaires superficielles* (A) *et lignées cellulaires épidermiques* (B) *de la partie antérieure gauche de la larve terminale de* Ceratitis capitata

A.-abd$_1$: premier segment abdominal. i. m. : impressions musculaires.
L. d. : ligne de déhiscence. s. d. : secteur dorsal. s. l. inf. (sup.) : secteur latéral inférieur (supérieur). st. mes. : stigmate mésothoracique vestigial. st. pr. : stigmate prothoracique. s. v. : secteur ventral. th$_1$ (th$_2$, th$_3$) : segment prothoracique (mésothoracique, métathoracique). z. rept. : zone de reptation.
B.-c. i. m. : cellules bordant les insertions musculaires. ep. : cellules épidermiques. i. v. : îlot tégumentaire ventral. L. d. : cellules de la ligne de déhiscence. r. : rosace de cellules épidermiques. sp. : spirale de cellules épidermiques.
Les îlots d'histoblastes tégumentaires imaginaux sont représentés schématiquement. La partie comprise à l'intérieur du cadre noir se retrouve sur la figure 5.

— *Ilots imaginaux tégumentaires de l'abdomen.*

On connaît chez les Diptères supérieurs, en plus des disques imaginaux des ailes, des pattes et des génitalias, des îlots imaginaux plus discrets, comme les îlots d'histoblastes tégumentaires situés sur les sept premiers segments abdominaux, décrits par GANIN (1869).

De nombreuses études ont porté sur la description des îlots d'histoblastes imaginaux dont on trouvera une bibliographie complète dans les travaux de SNODGRASS (1924) et d'ANDERSON (1963, 1964 *a*). En ce qui concerne les îlots tégumentaires de l'abdomen, leur nombre et leur emplacement varient suivant les animaux étudiés (*Musca, Calliphora, Drosophila, Rhagoletis, Dacus*, etc.), les données relatives à un même animal étant parfois contradictoires. En résumé, les résultats concernant ces études peuvent être groupés de la manière suivante :

— présence de 2 paires d'îlots d'histoblastes tégumentaires par segment (GANIN, 1869, chez plusieurs Diptères supérieurs ; SNODGRASS, 1924, chez *Rhagoletis pomonella* ; WOLFE, 1954 *b*, chez *Calliphora* ; ANDERSON, 1964 (*a*), chez *Dacus tryoni*, etc.) ;

— existence de 3 paires d'îlots d'histoblastes, en comptant les « îlots stigmatiques » (ROBERTSON, 1936, chez *Drosophila* ; BODENSTEIN, 1950) ;

— enfin, présence de 3 paires d'îlots d'histoblastes, « îlots stigmatiques » exclus (VAN REES, 1889, chez *Musca* ; WAHL, 1901, chez *Eristalis* ; BAUTZ, 1971, chez *Calliphora*).

Étant donné la diversité de ces observations et comme il s'agit là d'éléments caractéristiques de l'évolution du tégument lors de la nymphose, nous avons particulièrement étudié les îlots d'histoblastes tégumentaires chez la Cératite. Ainsi, nous avons observé, chez la larve terminale, trois paires d'îlots tégumentaires sur les 7 premiers segments abdominaux (fig. 3, B.). Une valeur systématique ne peut cependant pas être accordée à ces diverses observations car nous avons vu que chez *Calliphora*, par exemple, soit 4, soit 6 îlots tégumentaires par segment abdominal ont été décrits. Par ailleurs, leur emplacement est généralement approximatif ; mais BAUTZ (1971) les a situés d'une manière précise par rapport aux insertions musculaires, ce qui permet une comparaison avec nos résultats.

Chez *Ceratitis*, on trouve, comme chez *Calliphora*, deux paires dorsales d'îlots d'histoblastes et une paire ventrale par métamère. Chaque îlot ventral se trouve en position médiane sur les segments abdominaux, au-dessous des impressions musculaires de la ligne latéro-ventrale. Les îlots dorsaux sont situés, sur les segments abdominaux 2 à 7, dans les secteurs latéro-supérieurs, au-dessous de la ligne latérale dorsale, sous les points d'insertion extrêmes des fibres musculaires longues (fig. 3, B, et fig. 4). L'îlot dorsal antérieur est situé, chez la Cératite, au même niveau que l'îlot postérieur et non pas au-dessus des impressions musculaires latérales-médianes ainsi que l'a décrit BAUTZ chez *Calliphora* (1971). Sur le premier segment abdominal, les impressions musculaires latérales-supérieures ne sont pas régulièrement alignées mais sont groupées en faisceau. Les îlots sont alors disposés en arrière et en avant des points d'attaches musculaires (fig. 3, B et fig. 5).

Par leur forme, leur orientation et leur taille, les îlots d'histoblastes diffèrent les uns des autres chez une larve terminale à maturité. L'îlot ventral, orienté dorso-ventralement, a une forme losangique (80 μ × 40 μ). L'îlot dorsal antérieur s'étend, par contre, longitudinalement (80 μ × 60 μ) sur une aire triangulaire qui s'évase de la

limite antérieure du faisceau d'impressions musculaires vers l'avant de la larve (fig. 5). L'îlot dorsal postérieur a une forme elliptique, très effilée dans le sens dorso-ventral (80 μ × 28 μ) ; il est plus petit que les deux îlots précédemment décrits, bien que cette différence soit moins marquée chez la larve terminale de *Ceratitis*, ne s'alimentant plus, que chez la larve du même âge de *Calliphora* (BAUTZ, 1971).

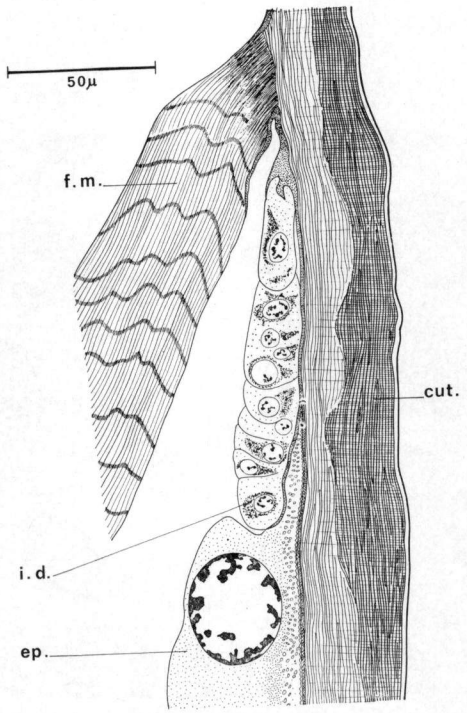


FIG. 4. — *Coupe transversale du second segment abdominal d'un puparium de* Ceratitis capitata *au niveau d'un îlot imaginal tégumentaire dorsal*

cut. : cuticule. ep. : cellule épidermique larvaire. i. d. : îlot tégumentaire dorsal. f. m. : fibre musculaire.

— *Cellules épidermiques larvaires.*

Outre les cellules épidermiques banales, diverses catégories cellulaires ont été mises en évidence chez la larve terminale de *Ceratitis capitata*.

— Les cellules épidermiques banales, polygonales, sont de grande taille (75 μ × 60 μ) et renferment un noyau ovoïde, de 26 à 30 μ de diamètre, à un ou deux nucléoles de 6 μ. Elles forment un épithélium pavimenteux et, à certains emplacements identiques d'un individu à un autre, elles sont agencées de manière particulière. Ainsi, dans chacun des secteurs métamériques déjà définis, elles forment une spirale dont la régularité est plus ou moins grande selon les secteurs, mais dont l'enroulement se fait toujours de l'arrière vers l'avant. Les secteurs sont relativement petits dans les segments thoraciques. Les cellules épidermiques sont alors disposées régulièrement au centre de la spirale, sur une ou deux rangées, puis leur ordonnance est ensuite gênée par les impressions musculaires qui délimitent les secteurs métamériques. C'est dans les secteurs dorsal et ventral que les spirales sont les plus grandes et les plus régulières.

Par contre, dans les secteurs latéraux inférieurs, les cellules forment simplement une rosace dont le centre est le vestige stigmatique métamérique, leur agencement en spirale paraissant particulièrement perturbé par la ligne de déhiscence. Dans les segments abdominaux, les spirales péristigmatiques montrent une très grande régularité alors que dans les secteurs ventral et latéral supérieur, la présence des îlots imaginaux tégumentaires semble modifier complètement la disposition des cellules épidermiques qui forment alors une rosace autour de ceux-ci.

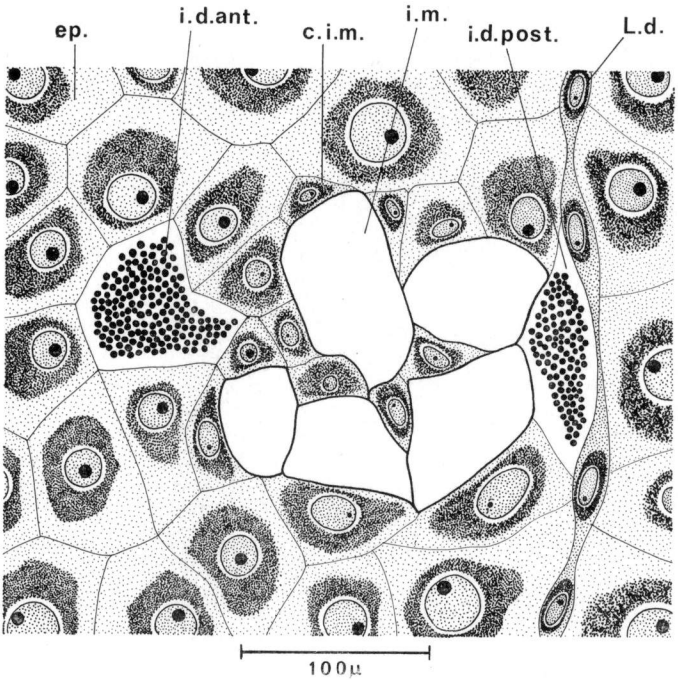


FIG. 5. — *Ilots d'histoblastes tégumentaires dorsaux du premier segment abdominal de* Ceratitis capitata

c. i. m. : cellules bordant les impressions musculaires. ep. : cellules épidermiques. i. d. ant. (post.) : îlot tégumentaire dorsal antérieur (postérieur). i. m. : impressions musculaires. L. d. : cellules de la ligne de déhiscence.

Aux deux types de structures cuticulaires, mis en évidence plus haut, correspondent des cellules épidermiques différentes :

— chaque alignement longitudinal ou intermétamérique, formé par la succession *discontinue* d'impressions musculaires (fig. 3 ,B et pl. I, 1), est encadré par deux lignes de cellules hémidiscoïdales ; dans cette même zone on observe, bien qu'elles n'aient pas été représentées sur le schéma général, d'autres cellules hémidiscoïdales qui portent, sur leur bord rectiligne, de nombreuses micropapilles. Ces cellules sont particulièrement abondantes au niveau des aires de reptation ventrales et quelques-unes sont réparties le long des limites intermétamériques, jusqu'au bord dorsal de la larve. Elles pourraient être à l'origine des crochets de reptation dont la localisation correspond à leur emplacement ;

— contrastant avec toutes les cellules épidermiques décrites jusqu'ici, des cellules particulières sont situées sur l'emplacement de la structure cuticulaire *continue*

(fig. 3, B) correspondant à la ligne de déhiscence. Elles sont remarquables par leur forme effilée et par le fait qu'elles sont reliées par des prolongements cytoplasmiques (Pl. I, 2). Alors que les cellules banales sont grandes et polygonales, celles de la ligne de déhiscence sont fusiformes : elles mesurent de 40 à 50 μ de longueur et 18 μ de largeur. Les noyaux sont elliptiques (20 μ × 13 μ) avec un ou deux nucléoles de 4 μ environ. Ces cellules sont en outre beaucoup plus chromophiles que les cellules banales.

Nous avons défini, d'une façon extrêmement précise, le nombre de cellules constituant la ligne de déhiscence et déterminé son tracé par rapport aux éléments larvaires et imaginaux. Notre description correspond à un seul côté de la larve, l'autre étant parfaitement symétrique. La portion antérieure de la ligne de déhiscence forme un arc dorsal de huit à neuf cellules, en avant du stigmate prothoracique dont elle est séparée par trois rangées cellulaires. La partie latérale parcourt les secteurs latéraux inférieurs des segments thoraciques et abdominaux. Suivant les individus, la portion mésothoracique est formée de sept ou huit cellules et les portions métathoraciques, de de huit ou neuf cellules ; ces cellules sont situées immédiatement au-dessus des vestiges stigmatiques et traversent donc la rosace de cellules banales péristigmatiques ; la portion latérale abdominale est formée de trois à quatre cellules et passe au-dessus de la rosace péristigmatique. Dans le tiers postérieur du segment, la ligne se divise en deux branches opposées : la branche descendante, courte, est toujours composée de deux cellules, en arrière de la rosace péristigmatique et est située exactement au-dessus de l'îlot tégumentaire ventral, dont elle est séparée par trois rangées cellulaires (fig. 3, B) ; la branche ascendante forme un arceau dorsal composé d'une quinzaine de cellules. A la limite entre les secteurs latéral supérieur et dorsal, la ligne de déhiscence repousse l'insertion de certaines fibres musculaires vers l'avant, ce qui explique que, sur ce segment, les impressions cuticulaires musculaires ne sont pas alignées longitudinalement comme sur les autres métamères, mais sont regroupées. A ce niveau, la ligne est contiguë à l'îlot dorsal postérieur d'histoblastes tégumentaires (fig 5).

Ces différentes catégories cellulaires se retrouvent d'un individu à l'autre avec une constance telle qu'il est possible de dresser une carte de répartition cellulaire d'une grande précision. C'est ainsi qu'en comptant les cellules de l'arceau dorsal abdominal, après la bifurcation entre les branches ascendante et descendante, on situe l'îlot dorsal postérieur tégumentaire toujours entre la sixième et la septième cellule.

Le nombre total des cellules de la ligne de déhiscence varie donc, suivant les individus, entre 80 et 86, et, pour chaque animal, ce nombre est précisé à quatre unités près, en fonction de variations inéluctables liées à la section sagittale de la larve.

1. 13. *Différenciation et évolution de la lignée cellulaire de la fente de déhiscence.*

Une étude embryologique sort du cadre de ce travail, mais il est cependant nécessaire de rappeler les données essentielles concernant l'apparition et la localisation, chez l'embryon, des différents territoires présomptifs des cellules imaginales initiales. Ces données n'ont été établies qu'assez récemment par ANDERSON (1962, 1964 *a* et *b*). Cet auteur considère qu'il existe, dans le blastoderme embryonnaire de *Dacus tryoni*, deux alignements d'aires épidermiques, de part et d'autre des aires présomptives stigmatiques développées à cette période de la vie embryonnaire. Les ébauches évolueraient peu au cours du premier stade larvaire. A cet égard, les données relatives à *Dacus tryoni* concordent avec celles établies chez *Calliphora erythrocephala* où, chez

les larves du second stade seulement, le nombre de cellules des îlots imaginaux est doublé ; il s'agirait là d'une crise mitotique lors de la première mue larvaire (BAUTZ, 1971). ANDERSON avait donné une interprétation quelque peu différente (*loc. cit.*, 1964 *a*) ; pour cet auteur, il existe, chez *Dacus tryoni*, une divergence dans l'évolution des cellules imaginales et larvaires qui se produit au milieu de la deuxième intermue post-embryonnaire. « The first visible differentiation of the imaginal rudiments of the abdominal hypodermis occurs at the middle of the second larval instar, when they appear as four patches of small dividing cells. »

L'importance de la deuxième intermue larvaire dans l'évolution générale de toutes les catégories cellulaires se trouve confirmée par l'étude de l'évolution des cellules de la ligne de déhiscence de *Ceratitis capitata*.

— *Différenciation.*

Chez la larve du premier stade, nous n'avons pas observé de différenciation nette des cellules de la ligne de déhiscence ; toutes les cellules épidermiques sont petites et polygonales et possèdent un noyau arrondi de 3 à 4 μ environ de diamètre. C'est seulement vers la fin du second stade qu'apparaissent les premiers signes d'un changement morphologique des cellules de la ligne par rapport aux cellules banales avoisinantes.

— *Description des cellules de la ligne de déhiscence chez la larve du second stade.*

Chez des larves jeunes du second stade (2,5 mm de longueur), nos méthodes d'observation ne nous ont pas permis de déceler des particularités chez les cellules situées à l'emplacement de la ligne de déhiscence. Il n'y a apparemment pas de différences morphologiques, alors, entre les cellules épidermiques ; par contre, chez des L II plus âgées, dont la taille a atteint 3,5 mm environ, des cellules particulières apparaissent sur ce territoire. Alors que les cellules épidermiques sont généralement hexagonales ou pentagonales, avec un noyau arrondi de 8 à 10 μ de diamètre, un allongement important caractérise les cellules de la ligne de déhiscence, dans le sens antéro-postérieur pour les portions latérales de la ligne et dorso-ventral pour les arceaux prothoracique et abdominal. Cet allongement confère aux cellules une forme losangique ou rectangulaire ; leurs noyaux sont nettement elliptiques (9 × 6 μ), mais leur allongement est cependant moins marqué (fig. 6, 1.) Le nombre total des cellules de la ligne de déhiscence est voisin de celui que nous avons observé chez les larves terminales (80 environ). Sur la partie longitudinale latérale de la ligne de déhiscence, le nombe de cellules est, de chaque côté de la larve, de 6 à 7 sur le segment mésothoracique, de 7 à 8 sur le segment métathoracique et de 3 à 4 sur le segment abdominal. La branche descendante, située sur le même segment, est toujours formée de deux cellules ; sur l'arceau dorsal abdominal, le nombre des cellules est plus réduit que chez la larve terminale ; la ligne de déhiscence est formée, par endroits, d'un double alignement de cellules présentant les caractéristiques énoncées plus haut et qui sont juxtaposées aux cellules de la ligne de déhiscence ou disposées en quinconce. Cette observation a également été faite sur la portion métathoracique alors que, dans les portions antérieures de la ligne de déhiscence, les cellules sont régulièrement agencées sur une file. Un gradient de différenciation antéro-postérieur semble donc exister ; en effet, alors que la différenciation est achevée dans le segment thoracique antérieur, elle est encore engagée dans la branche montante du segment abdominal.

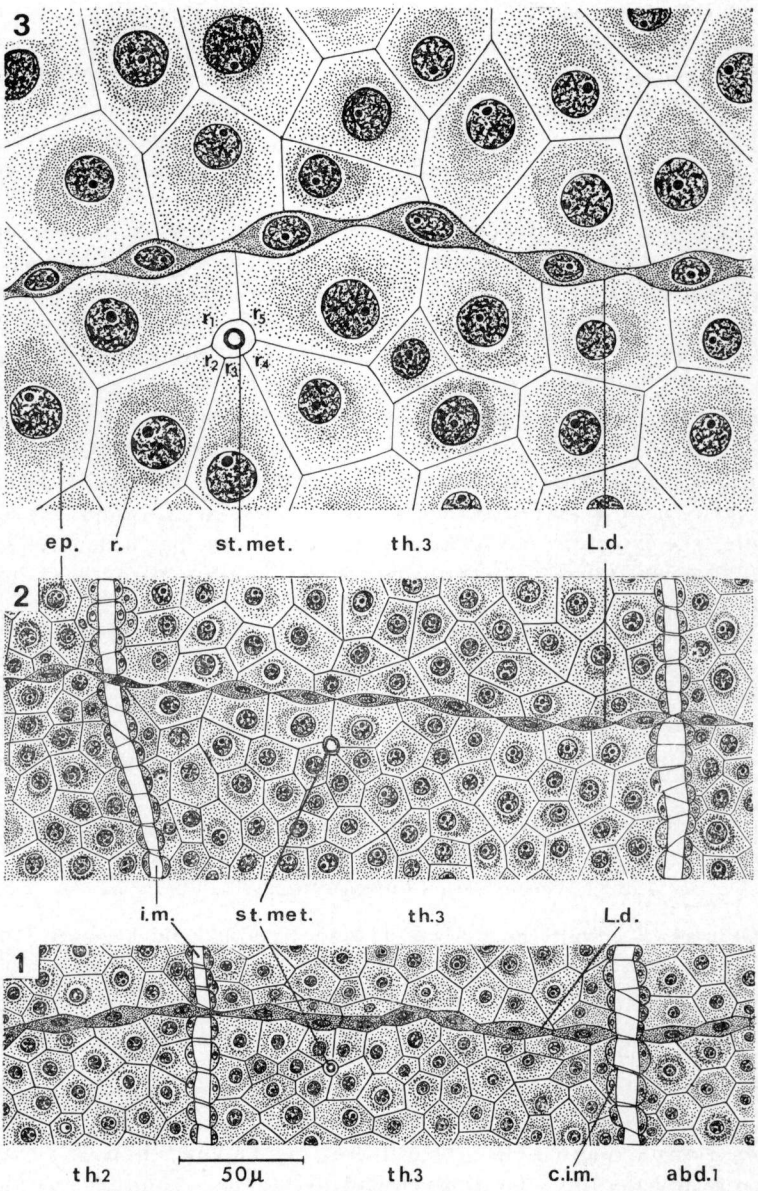


FIG. 6. — *Évolution morphologique de la ligne de déhiscence chez* Ceratitis capitata
1 : *chez la larve du deuxième stade ;*
2 et 3 : *chez la larve terminale de Oh* (2) *et de* 40 *h* (3)
Mêmes abréviations que sur la figure 3

— *Évolution ultérieure de la ligne de déhiscence.*

Chez une larve terminale jeune, immédiatement après la deuxième mue larvaire, les cellules sont toutes disposées sur une file unique et leur nombre total est voisin de 80. Les cellules, petites, nettement fusiformes, sont en contact les unes avec les autres par leur extrémité effilée ; leurs noyaux sont elliptiques (12 × 9 μ) et sont nettement en contraste avec les noyaux des cellules banales de 15 μ de diamètre environ (fig. 6, 2).

Les cellules de la ligne de déhiscence d'une larve terminale âgée de 40 heures (environ) présentent les caractères déjà décrits (fig. 6, 3). Chez une larve arrivée à maturité, les cellules sont séparées par des prolongements intercellulaires extrêmement longs et effilés (fig. 5).

En conclusion, les cellules de la ligne de déhiscence présentent donc deux caractéristiques essentielles : d'une part, elles ont une croissance régulière depuis le moment de leur différenciation (au milieu de la deuxième intermue) jusqu'à la fin de la croissance larvaire et, d'autre part, elles ne se multiplient pas. Or, PÉREZ (1910) a montré, chez *Calliphora*, que les cellules larvaires, destinées à être lysées à la nymphose, s'accroissent sans se diviser, tandis que les cellules à destinée imaginale conservent une taille réduite, tout en se multipliant activement. Depuis, ces résultats ont été confirmés maintes fois (TRAGER, 1935, 1937 ; ABERCROMBIE, 1936 ; LUDWIG et ABERCROMBIE, 1936). Par ces caractères, les cellules de la ligne de déhiscence ne diffèrent donc pas des autres cellules larvaires. Elles ont cependant, au cours de la vie larvaire, une évolution morphogénétique qui leur est particulière et se traduit par un allongement important et un changement de forme par rapport aux cellules épidermiques banales.

Chez *Dacus tryoni*, EVANS (1967) signale que les cellules épidermiques larvaires banales s'allongent au moment de la nymphose, « when the larva shortens and thickens during pupation, its hypodermal cells become elongate around its equator ». Nous avons observé le même phénomène chez *Ceratitis capitata*, lors de la mise en place du tégument nymphal à partir des îlots d'histoblastes imaginaux. Il est permis de penser que les cellules de la ligne de déhiscence présentent une évolution plus précoce et plus lente, comparable à la dégénérescence des cellules larvaires.

1. 2. — *La formation du puparium et la nymphose*

La fin de la vie larvaire et le début de la vie nymphale de la Cératite sont dominés par trois catégories de phénomènes : le durcissement de la dernière cuticule larvaire qui ne subit pas d'exuviation, la modification des rapports topographiques entre les parties céphalique et thoracique et l'évolution morphogénétique des ébauches céphaliques précocement invaginées.

La phénoménologie de l'évolution pupariale est essentielle pour l'étude concernant *Ceratitis* et *Opius ;* aussi une histologie sur coupes semi-fines et une approche au microscope électronique ont-elles été utilisées pour l'appréciation de l'évolution de la cuticule nymphale. Des colorations cuticulaires au noir chlorazol, précédées d'une destruction tissulaire, ont permis de préciser la morphologie nymphale ; elles sont utiles pour déterminer la date d'apparition des cuticules nymphale et imaginale ; elles sont irremplaçables pour analyser l'état de développement de lots pouvant atteindre une centaine d'individus. La précision des méthodes employées est satisfaisante.

Six phases seront définies entre le début de la formation du puparium et l'achè-

vement de la nymphe (voir tabl 2.) Les deux premières phases (larve cryptocéphale et larve cryptocéphale en apolysis) seront étudiées en même temps que l'évolution de la cuticule pupariale ; la dévagination des ébauches thoraciques permet ensuite de distinguer les nymphes cryptocéphales jeunes et âgées ; enfin, la morphogenèse céphalique ainsi que les mouvements morphogénétiques du thorax et de l'abdomen servent à déterminer les deux étapes de l'évolution des nymphes phanérocéphales.

1. 21. *Évolution cuticulaire.*

La fin de la vie larvaire, la période nymphale et la formation de l'imago se déroulent sous une enveloppe dure, en forme de tonneau : *pupa coarctata* de LINNÉ, puparium des auteurs anglo-américains, le dernier terme tendant seul à signaler la nature composite de cet élément : « The puparium is, therefore, not a « stage » of the insect's life history » (SNODGRASS, 1924).

Le durcissement de la cuticule larvaire provient, non seulement d'un tannage, mais aussi d'un resserrement des fibres hélicoïdales apparaissant comme des strates très serrées. Le raccourcissement de la larve est accentué par un second phénomène : l'invagination de la tête et de la partie antérieure du prothorax larvaire, ce qui place les stigmates prothoraciques en position terminale (SNODGRASS, 1924).

La période initiale de la formation du puparium correspond à la fin du troisième stade larvaire : on peut considérer comme caractéristique l'invagination totale de la tête et désigner cette période du développement sous le nom de phase de la larve « cryptocéphale ».

La larve « cryptocéphale » est tout d'abord blanche pendant deux à trois heures environ, à 25°C $\pm$ 1 et 70 p. 100 d' HR ; la partie postérieure est ensuite ankylosée, puis c'est la partie céphalique qui s'immobilise ; le squelette céphalopharyngien est alors incapable de présenter les mouvements de protraction et de rétraction caractéristiques de la larve. Alors débute le brunissement de la larve cryptocéphale.

Les modifications cytologiques accompagnant le brunissement ont été maintes fois étudiées (DENNELL chez *Sarcophaga falculata*, 1946 ; WOLFE chez *Calliphora erythrocephala*, 1954 *a*, 1955). Nous les avons observées sur coupes semi-fines. Les figures 7 A et 7 B concernent respectivement une larve cryptocéphale blanche et une larve brune ; elles rendent compte des changements extra - et intracellulaires qui annoncent le développement futur de la nymphe. L'épicuticule est formée de deux couches, la plus externe étant beaucoup plus mince que l'autre. Leur évolution, au moment de la formation du puparium, est marquée par un plissement pour la couche la plus externe, et par un tassement pour la plus interne. Ces faits concordent avec ceux établis chez *Sarcophaga falculata* et *Calliphora erythrocephala* (*loc. cit.*). L'endocuticule se tasse beaucoup jusqu'au moment de la formation du puparium (DENNELL, 1947) ; on y voit une alternance de lamelles (LOCKE, 1964). BOULIGAND (1972) a montré que cette alternance correspond, chez les Arthropodes, à un dépôt hélicoïdal de matériel cuticulaire, ce qui a été vérifié chez la Cératite (1). Cette alternance cesse d'être visible au microscope optique et au faible grossissement du microscope électronique, dans l'espace bordant les membranes plasmatiques des cellules épithéliales. L'existence d'une zone infracuticulaire chez une larve de Diptère a été signalée (*Phormia regina*, SCHMIDT, 1956) ; SCHMIDT l'avait dénommée « subcuticular layer ». Retrouvée chez de

(1) Communication personnelle.

nombreux insectes (TAYLOR et RICHARDS, 1965 ; DELACHAMBRE, 1967), elle est appelée sous-cuticule, alors que sa position, que nous venons de préciser, montre que le terme d'infracuticule conviendrait mieux.

L'existence d'une infracuticule et son évolution sont importantes pour comprendre l'évolution pupariale après le brunissement du puparium (*phase II*) et particulièrement pour résoudre le problème de la première enveloppe contenue dans le puparium et interprétée comme étant le tégument d'une larve du 4e stade. Or, si l'on suit l'évolution de l'infracuticule, on la voit se contracter au moment du tannage du puparium, son épaisseur passe alors de 5 μ à 1 μ (fig. 7, A et fig. 4,) ; sa contraction est maximale au moment de l'apolysis alors qu'elle perd son adhérence avec les cellules épithéliales.

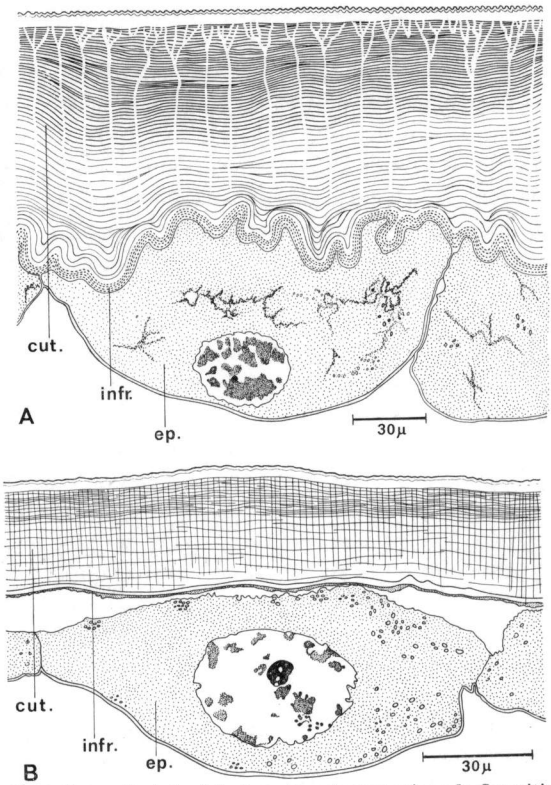


FIG. 7. — *Évolution cuticulaire à la formation du puparium de* Ceratitis capitata
A : coupe de la larve. B : coupe du puparium.
ep. : cellule épidermique larvaire.
cut. : cuticule. infr.: infracuticule.

L'examen au microscope électronique (pl. II) permet alors de voir l'infracuticule présenter des grains opaques (matériel de stabilisation de DELACHAMBRE, 1967). Son évolution est, en ce point, analogue à celle de l'infracuticule chez *Schistocerca* (RINTERKNECHT et LEVI, 1966), *Tenebrio* (DELACHAMBRE, 1967), *Rhodnius prolixus* (LOCKE, 1958) et *Calpodes ethlius* (LOCKE, 1960). Un examen plus tardif, alors que la dissection permet d'affirmer l'existence de la membrane considérée comme étant

la cuticule du quatrième stade larvaire (SNODGRASS, 1924 ; ROBERTSON, 1936 ; FRANCKEL, 1938 ; TATE, 1953), montre (fig. 7, B), d'une part, qu'aucune infracuticule n'est en contact avec l'endocuticule, d'autre part, que la cuticule du « quatrième » stade larvaire correspond, approximativement, par son épaisseur, à l'infracuticule telle qu'elle se présente au moment où le puparium est blanc. Cette membrane ne correspond absolument pas à un tégument complet, même d'épaisseur minime, en raison de l'absence d'épicuticule identifiable, en particulier de la couche épicuticulaire externe, dense aux électrons. Cette membrane ne peut correspondre à la cuticule d'un quatrième stade larvaire intrapuparial hypothétique et fugace.

L'interprétation de HINTON (1958), qui considère l'enveloppe intrapuparial comme une membrane exuviale, apparaît plausible. Cette formation cuticulaire pourrait être désignée par le terme de membrane apolysiale ou pupariale, en raison de l'absence d'exuviation à cette phase du développement qui correspond à une « larve » cryptocéphale en apolysis. L'apolysis terminée, avec l'achèvement de la sécrétion d'une cuticule nymphale, le stade nymphal proprement dit débute.

Aucune donnée positive ne permet de trancher le problème de la nature de la membrane pupariale. Si nous avons insisté sur la présence d'une infracuticule bien évidente, c'est qu'elle n'a été prise en considération par aucun des auteurs ayant abordé ce problème. Une solution interviendra lorsqu'on aura pu démontrer soit que l'infracuticule évolue pour donner la membrane pupariale, soit que les membranes plasmatiques des cellules épidermiques sécrètent cette membrane après leur séparation de la cuticule du dernier stade larvaire.

1. 22. *Processus morphogénétiques chez les nymphes cryptocéphales.*

Au cours de la phase III, la nymphe nouvellement formée garde la trace de l'invagination céphalique réalisée à la fin de la vie larvaire. Il existe, en outre, une autre particularité vis-à-vis des autres Insectes à métamorphoses complètes : en effet, chez ces derniers, y compris les Diptères Orthorrhaphes, la dévagination des ailes ainsi que la différenciation des pièces buccales et des pattes nymphales s'effectuent entre les dernières apolysis et ecdysis larvaires, alors que chez la Cératite, la nymphe nouvellement formée est aptère et apode ou, plus exactement « endoptère » et « endopode », les ébauches des différents appendices étant internes. On les voit apparaître à partir de la vingt-sixième heure après la phase I définie plus haut : la cuticule sécrétée par l'épithélium des disques imaginaux est alors assez épaisse pour être décelée par une coloration cuticulaire après destruction des tissus par l'hydroxyde de potassium. Tous les disques imaginaux ne se dévaginent pas en même temps : l'examen d'une nymphe en cours de formation, 28 heures environ après la phase I, le révèle (fig. 8, A). On remarque que les ébauches alaires et pédieuses sont les premières extroversées ; les ailes sont tout à fait antérieures et dorsales et les pattes prothoraciques sont alors situées sous celles-ci et repliées en S. Les poches invaginées contenant les ébauches de la capsule céphalique et des pièces buccales se sont développées et ont émigré vers l'avant. Durant les phases larvaires, elles ne sont mises en évidence que très difficilement par des préparations cuticulaires, leur cuticule étant très fine : les sacs frontaux sont alors en arrière du squelette céphalo-pharyngien (fig. 8, A).

Chez la larve cryptocéphale âgée (*phase IV*), les ailes commencent à se déployer s'étendant vers l'arrière jusqu'au troisième segment abdominal (fig. 8, B). Les tarses et les tibias des pattes, parallèles, atteignent alors les troisième et quatrième

segments abdominaux. Les hanches et les fémurs des pattes sont antérieurs, ils entourent l'orifice de la vésicule céphalique. Les sacs frontaux sont développés ; ils sont situés latéralement par rapport au squelette céphalo-pharyngien larvaire. Leur relation, d'une part, dorsale, avec la poche dorsale du clypeus et, d'autre

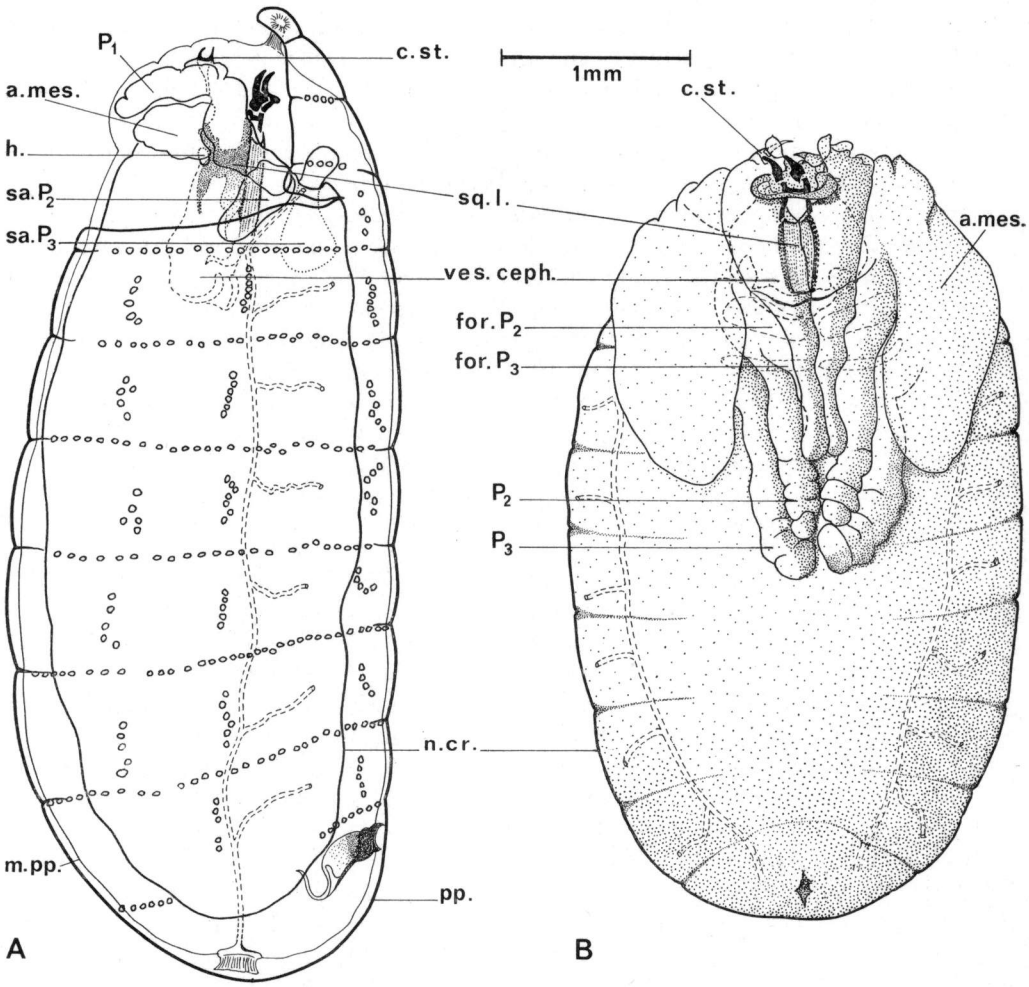


FIG. 8. — *Nymphe cryptocéphale jeune* (A) *et âgée* (B) *de* Ceratitis capitata

a. mes. : aile mésothoracique. c. st. : corne stigmatique. for. P_2 (P_3) : foramen des pattes mésothoraciques (P_2) et métathoraciques (P_3). h. : haltère. m. pp. membrane pupariale. n. cr. : nymphe cryptocéphale. P_1 : pattes prothoraciques. pp. : puparium sa. P_2 (P_3) : sacs frontaux des pattes mésothoraciques (P_2) et métathoraciques (P_3). sq. l. : squelette céphalopharyngien larvaire. vés. céph. : vésicule céphalique.

part, ventrale, avec les poches fusionnées des ébauches labiales, sont, à ce moment-là, mises en évidence (fig. 8, B). Bien que la dévagination des ébauches thoraciques soit totale, la tête nymphale est encore interne ; elle contient toujours l'exuvie du squelette céphalo-pharyngien. Alors vont se produire les manifestations morphogénétiques découlant, d'une part, des invaginations des portions de territoires

comprises entre le labre et le labium au moment de la morphogenèse embryonnaire et, d'autre part, de l'invagination du complexe céphalo-pharyngien dans le prothorax à la fin de la vie larvaire. Ces phénomènes doivent être rappelés et distingués afin de permettre l'interprétation des modifications qui accompagnent la formation de la nymphe phanérocéphale. Les premières données sur les mouvements morphogénétiques embryonnaires sont l'œuvre de PRATT (1900) dont les descriptions consacrées à *Melophagus ovinus* ont été interprétées par SNODGRASS (1924). Ces observations et interprétations n'ont été que récemment revues de façon originale chez *Calliphora erythrocephala* (J. SCHOELLER, 1964).

1. 23. *Structure et évolution de la nymphe phanérocéphale.*

La formation de la nymphe phanérocéphale est marquée évidemment par la dévagination de la tête mais l'évolution céphalique ne se produit pas d'une façon isolée par rapport aux autres parties du corps ; elle s'accompagne d'une modification de la forme et de la position des fourreaux pédieux ainsi que d'un remaniement de l'allure générale de l'abdomen.

L'évolution des nymphes de *Ceratitis capitata* n'a pas été précisée. On peut admettre qu'il en est sensiblement de même que chez *Rhagoletis pomonella*, étudié par SNODGRASS (1924). Cet auteur distingue les nymphes phanérocéphales jeunes des nymphes phanérocéphales âgées. Il remarque dans la tête une diminution de la proéminence ptilinale, la mise en place de la trompe, en même temps qu'un allongement des ailes et des pattes, lié à un raccourcissement de l'abdomen.

Ces modifications se retrouvent chez la Cératite (*phases V et VI*) au sujet de laquelle nous apportons des faits originaux. Ainsi, des justifications doivent être données aux termes d'aires ptilinale et labrale. En effet, l'utilisation du terme de ptilinum, employé par SNODGRASS (1924), n'est qu'approximative car, à cette phase du développement, aucune trace d'invagination n'est décelable ; pour une raison analogue, la région labrale ne comportant aucune dévagination, il est préférable de parler d'aire labrale chez la nymphe, en réservant le terme de labre à l'expansion qui commence à se modeler chez l'adulte en formation sous la cuticule nymphale.

L'observation des adultes en formation sous la cuticule des nymphes en apolysis, que l'on peut appeler préimago (1) (*pharate pupae* au sens de HINTON, 1958), est essentielle pour démontrer l'originalité des enveloppes antennaires nymphales. Contrairement au cas des Diptères Nématocères où la totalité de la cératothèque est indépendante, chez *Ceratitis* et, certainement chez les autres Cyclorrhaphes, les fourreaux antennaires ne sont libres que pour la partie distale de l'arista. Le fourreau antennaire est ici indistinct dans les parties proximales de l'arista et de la base antennaire, cette dernière se présentant sous forme de deux proéminences, les proéminences antennaires basales, en avant de la proéminence ptilinale (fig. 9, B). L'interprétation qui vient d'être donnée se trouve vérifiée à l'apolysis imaginale ; on voit alors que la base antennaire imaginale occupe la proéminence nymphale et que, seule, l'extrémité de l'arista imaginale s'engage dans le fourreau nymphal. Observé chez *Rhagoletis* par SNODGRASS (1924), le fourreau distal de l'arista est dénommé d'une manière peu précise par cet auteur

(1) De même que l'on parle de « prénymphe ».

« subocular lobe ». L'interprétation que nous proposons se trouve confirmée par la représentation d'un Phoridae, *Megaselia scalaris* LOEW (BRAUNS, 1954).

Seuls les palpes maxillaires se présentent également sous forme de fourreaux à peine ébauchés. Sous la ligne de fermeture labrale, entre le rostre et le haustellum, se trouve un sclérite salivaire invaginé, l'endosquelette étant, par ailleurs, représenté sous forme de deux fines baguettes (fig. 9, B).

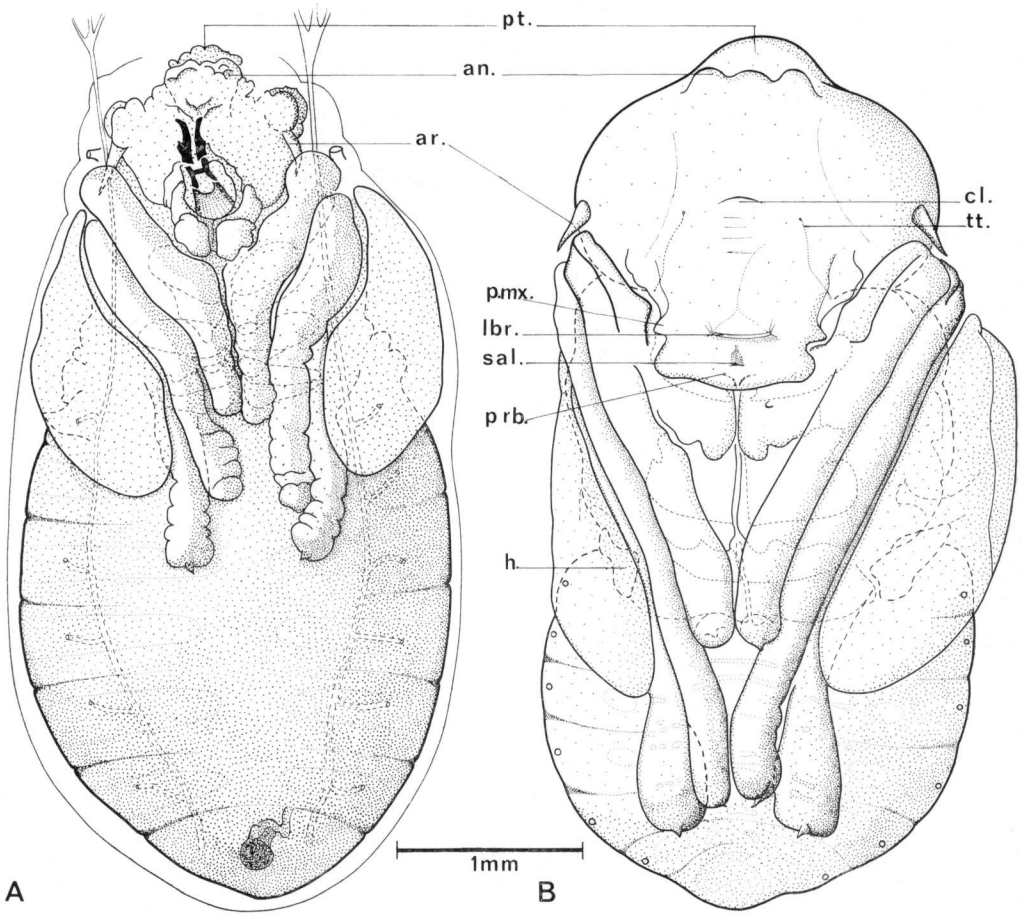


FIG. 9. — *Nymphe phanérocéphale jeune* (A) *et âgée* (B) *de* Ceratitis capitata

an. : proéminence antennaire basale. ar. : fourreau de l'arista. cl. : clypeus. h. : haltère. labr. : zone labrale. p. mx. : fourreau des palpes maxillaires. prb. : proboscis. pt. : zone ptilinale. sal. : orifice salivaire. tt. : tentorium.

Ce n'est qu'au cours de l'édification de la nymphe phanérocéphale que le squelette céphalo-pharyngien est rejeté et que s'achève ainsi l'exuviation nymphale. De ce fait, les nymphes jeunes (fig. 9, A) ont un squelette céphalo-pharyngien médian et caché par les tissus alors qu'il est rejeté sur le côté ventral, contre le puparium, chez les nymphes âgées (fig. 9, B). Le lieu de sortie de ce squelette, défini par une observation représentée sur la même figure, entre le labre et le haustellum,

confirme la position des invaginations observées par les embryologistes. La fermeture de cette invagination permet de situer l'aire labrale, inconnue de SNODGRASS(1924), mais identifiée par SCHOELLER (1964) chez *Calliphora erythrocephala*.

TABLEAU 2

Distinction des phases et chronologie du développement entre la fin de la vie larvaire et l'apolysis nymphale chez Ceratitis capitata

1 *a*	Stigmate prothoracique subterminal. Larve blanche mobile ou avec la partie postérieure ankylosée et le squelette céphalo-pharyngien présentant des mouvements de va-et-vient spontanés ou provoqués	Larve phanérocéphale temps 0
1 *b*	Stigmate prothoracique terminal. Individus blancs ou plus ou moins bruns, mais immobiles ; le squelette céphalo-pharyngien ne peut plus avancer au-delà des stigmates prothoraciques	2
2 *a*	Enveloppe pupariale unique. Individus blancs ou brun clair	*Phases I et II* Larve cryptocéphale de 0 à 12 h.
2 *b*	Enveloppe pupariale doublée d'une membrane et d'une cuticule nymphale. Individus brun clair ou foncé	3
3 *a*	Squelette céphalo-pharyngien larvaire encore inclus dans une vésicule céphalique nymphale interne. Ébauches thoraciques invaginées ou partiellement dévaginées, les fourreaux alaires ne dépassant pas le deuxième métamère abdominal. Abdomen allongé	4 Nymphe cryptocéphale.
3 *b*	Squelette céphalo-pharyngien incomplètement ou totalement rejeté. Vésicule céphalique dévaginée sous forme de proéminences ptilinale et antennaire, fourreaux de l'arista et de la trompe. Abdomen encore allongé ou subsphérique	5 Nymphe phanérocéphale
4 *a*	Ébauches alaires n'atteignant pas le deuxième segment abdominal. Pattes partiellement dévaginées	*Phase III* Nymphe cryptocéphale jeune, à la 28e h.
4 *b*	Fourreaux des ailes atteignant le deuxième segment abdominal, fourreaux des pattes adjacents	*Phase IV* Nymphe cryptocéphale âgée, à la 36e h.
5 *a*	Pas de cuticule imaginale	6
5 *b*	Une cuticule imaginale	7
6 *a*	Squelette céphalo-pharyngien engagé dans la trompe ; tarses des pattes méso et métathoraciques ne dépassant pas le quatrième métamère abdominal. Abdomen allongé	*Phase V* Nymphe phanérocéphale jeune, à la 40e h.
6 *b*	Squelette céphalo-pharyngien rejeté partiellement ; tarses des pattes méso et métathoraciques dépassant le sixième métamère abdominal. Abdomen subsphérique	*Phase VI* Nymphe phanérocéphale âgée, à la 48e h.
7	Les structures tégumentaires imaginales apparaissent progressivement, à partir de la 60e heure	Nymphe phanérocéphale en apolysis, à partir de la 60e h. « Pharate pupae ».

2. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE DU PARASITE *OPIUS CONCOLOR*

2. 1. — *Développement embryonnaire*

L'étude embryologique a été entreprise afin de permettre d'apprécier d'éventuels changements de l'embryogenèse d'*Opius concolor*, en place dans des larves de Cératite dont le développement est perturbé expérimentalement.

Si des travaux classiques avaient été réalisés depuis longtemps sur des embryons d'Hyménoptères Symphytes et Aculeates, l'embryologie des Hyménoptères Térébrants n'a été abordée de façon approfondie qu'à une époque relativement récente. IVANOVA-KAZAS, dans un premier temps, a étudié de nombreux exemples concernant les principaux groupes taxinomiques, et a pu regrouper ses travaux dans un ouvrage fondamental d'ontogénie comparée (1961) dans lequel figurent une analyse bibliographique complète et une définition du type primitif de développement correspondant à celui d'*Hylotoma* (Tenthredinae). Cet auteur a de plus précisé la phénoménologie du type primitif en se référant à un autre Tenthrède, *Pontania capraea* (IVANOVA-KAZAS, 1959).

Certaines de nos observations ont pu être rapprochées de monographies ultérieures à la revue générale d'IVANOVA-KAZAS : celle réalisée chez un Ichneumonide, *Pimpla turionellae* (BRONSKILL, 1959), celle effectuée chez un Braconide, *Habrobracon juglandis* (AMY, 1961). Nous avons surtout recherché comment, et dans quelle mesure, peuvent se présenter les étapes chronologiques du développement embryonnaire d'*Opius* par rapport aux quatre périodes principales, définies par IVANOVA-KAZAS dans le cas de *Pontania* :

— la période initiale, qui regroupe les phénomènes se déroulant jusqu'à la formation de la bandelette germinative ;
— la période d'allongement de la bandelette germinative ;
— la période du raccourcissement et de l'élargissement de la bandelette germinative ;
— enfin, la période de la constitution de la larve.

Nous avons observé ces quatre phases au cours de l'embryogenèse d'*Opius concolor*. Nous signalerons, pour chacune d'entre elles, les différences essentielles observées, ainsi que les changements de la forme de l'œuf.

Au moment de la ponte, l'œuf d'*Opius concolor* est blanchâtre, non embryonné ; son chorion est très fin et transparent. De forme allongée, il présente une extrémité antérieure arrondie, alors que l'extrémité correspondant au pôle postérieur est plus effilée. Il mesure environ 380 μ de longueur et sa largeur est de 50 μ sur les deux tiers antérieurs où les courbures des faces ventrales et dorsales sont parallèles (pl. III, 1 *a*). Les éléments vitellins étant réduits et le chorion transparent, le déroulement de la morphogenèse embryonnaire est observée aisément chez des œufs placés dans du sérum physiologique.

— Durant la première période se déroulent les phénomènes de segmentation et de blastulation, ainsi que la formation de la bandelette germinative. La forme de l'œuf n'est pas modifiée jusqu'à la fin de la segmentation (pl. III, 1 *a*). Lors de la

formation du blastoderme, par contre (pl. III, 1 *b*), la face dorsale de l'œuf devient rectiligne, puis légèrement concave ; c'est alors que l'augmentation de volume affecte la totalité de l'œuf (Biliotti et Delanoue, 1959). On distingue nettement, dans la partie centrale, un vitellus réduit, comme chez l'embryon d'*Ephedrus plagiator*, Braconide, au même stade de développement (Ivanova-Kazas, 1956). Cette première période s'étend depuis la ponte jusqu'à la dix-huitième heure, dans nos conditions d'élevage (25 ± 1°C et 80 p. 100 HR).

— La métamérisation céphalique s'ébauche au cours de la phase d'allongement de la bandelette germinative, le segment maxillaire se différenciant d'abord, suivi par les métamères mandibulaire et labial ; ces phénomènes sont semblables à ceux décrits par Bronskill (1959) chez *Pimpla turionellae*. Vingt-quatre heures après la ponte, le stade de la métamérisation céphalique est achevé (pl. III, 2).

— Durant la phase précédente, les faces dorsale et ventrale accentuent leur courbure, mais ce n'est qu'au début de la troisième période, c'est-à-dire le deuxième jour après la ponte, que le changement de forme est beaucoup plus net ; le gonflement n'affecte pas les extrémités et est localisé dans la région centrale (pl. III, 3 *a*) : un mucron apparaît alors à chaque extrémité, le mucron antérieur étant plus court que le mucron postérieur. Les lobes céphaliques sont très développés et les segments labral, mandibulaire, maxillaire et labial sont nettement individualisés. La métamérisation de l'abdomen apparaît dès la trentième heure ; celui-ci est alors fortement enroulé sur la face dorsale et présente un début de spiralisation. Le redressement de l'embryon s'ébauche ensuite, l'abdomen se déroule en partie (pl. III, 3 *b*) vers la trente-huitième heure, mais le mouvement s'arrête à ce stade. Les expansions pronotales apparaissent alors.

— La caractéristique essentielle de la dernière période de l'embryogenèse est que le recourbement de l'abdomen sur la face ventrale ne se produit pas chez *Opius concolor* alors qu'on l'observe chez la plupart des embryons d'Hyménoptères, donnant des larves arquées ventralement (Ivanova-Kazas, 1961). La constitution de la larve s'achève durant les six à huit heures suivantes (pl. III, 4).

Parmi les faits qui viennent d'être signalés, nous retiendrons que plusieurs étapes apparaissent dans les changements d'un œuf hydropique (Flanders, 1942) tel que celui d'*Opius concolor*. Jusqu'au stade de la métamérisation abdominale, c'est-à-dire durant les deux premières périodes de l'embryogenèse, la forme générale de l'œuf est peu modifiée et l'augmentation de volume relativement faible, alors qu'elle est très importante et localisée à la partie médiane, modifiant nettement l'allure générale de l'œuf, au cours de l'élargissement de la bandelette germinative. La forme reste ensuite inchangée jusqu'à l'éclosion de la larve.

Nous remarquons que l'embryogenèse d'*Opius concolor* est complète, aboutissant à une larve primaire à métamérisation totale et à système nerveux dont les ganglions et les connectifs sont nettement individualisés, comme chez le type *Mesocharis* (Ivanova-Kazas, 1954).

Par ailleurs, le phénomène morphogénétique de recourbement de l'abdomen sur la face ventrale, retrouvé dans les types primitifs comme les Tenthrèdes (Ando et Okada, 1958) est présent chez divers Braconides (*Ephedrus*, *Aphidius*, Ivanova-Kazas, 1956) mais ne se rencontre pas chez *Opius concolor* qui apparaît, à cet égard, plus évolué que les Braconides qui viennent d'être cités.

2. 2. — *Organisation générale des larves*

La description de l'anatomie des larves d'Hyménoptères parasites et l'étude des différents stades larvaires présentent de grandes difficultés. En effet, les structures tissulaires, observables à tous les stades, tube digestif, glandes salivaires, tubes de Malpighi, etc., ne présentent aucune variation significative entre ces stades ; par ailleurs, les structures cuticulaires ne peuvent être observées, sans très grandes difficultés, que chez la larve primaire où elles sont très sclérifiées et où, par contre, les organes internes, d'observation aisée au cours des stades ultérieurs, ne sont que difficilement visibles. Aussi, la description du plan d'organisation des larves doit-elle être basée sur la synthèse des données acquises essentiellement par l'observation des stades initial et terminal.

2. 21. *Les tagmes.*

2. 211. *La tête.*

La sclérification est observée *in vivo* chez la larve primaire où elle est homogène et associée à une mélanisation fine et nette. Dans la larve terminale, dont les tissus ont été détruits et la cuticule colorée au noir chlorazol, les zones sclérifiées apparaissent comme des épaississements linéaires, déjà décrits et interprétés (CALS-USCIATI, 1966).

A l'exception de très fortes mandibules, nous ne disposons pour la larve primaire, que de peu d'informations pouvant constituer des critères d'identification nécessaires à l'interprétation des deux cornes et des deux groupes coniques qui encadrent les appendices mandibulaires (Pl. IV, fig. A). C'est par la localisation des condyles clypéaux de l'articulation antérieure des mandibules et par celle de l'orifice salivaire que nous avons pu disposer de repères morphologiques. L'épaississement marginal antérieur (« mandibular bar » de CAMERON, 1941), portant tout à fait latéralement les condyles clypéaux, correspond à un sclérite clypéolabral peu développé en tant qu'évagination, mais très étalé transversalement ; les deux cornes sont donc des expansions labrales. Les tubercules opposés aux cornes labrales, donc ventraux, situés de part et d'autre de l'orifice salivaire, correspondent, par conséquent, aux papilles maxillo-labiales, adjacentes chez la larve primaire. Par analogie avec ce qui est connu chez la larve terminale (CALS-USCIATI, 1966), les éléments les plus médians, proches de l'orifice salivaire, sont des papilles labiales.

Le tentorium. — A aucun moment on ne trouve de traces certaines des invaginations tentoriales antérieures ; le tentorium est représenté par un corps linéaire relié aux deux invaginations des métatentorinas qui, ventrales et émigrées vers l'avant chez la larve primaire, sont postérieures au stade terminal (Pl. IV, fig. E).

Les mandibules. — Chacune d'elles est formée d'une base élargie et d'une cuspide allongée (Pl. IV, fig. A). L'opposition entre ces deux parties est surtout nette en ce qui concerne les structures cellulaires (Pl. V, fig. A). En effet, si l'on trouve à la base de la mandibule un nombre important de cellules aux noyaux petits et rapprochés, il n'existe, dans la cuspide, que cinq ou six cellules à gros noyaux. Cette partie est appelée à disparaître et son évolution sera détaillée plus loin.

2. 212. *Le thorax.*

Parmi les trois segments thoraciques, aucun n'est pourvu d'appendices ou de sclérites chez la larve du stade initial. Le premier segment se signale par la possession de deux expansions dorsales, les expansions pronotales. Celles-ci présentent une particularité dans leur évolution : constituées par une cuticule souple, ainsi que l'ensemble thoraco-abdominal, elles gardent, comme les parties tannées, la même taille durant le premier stade larvaire, sans présenter l'accroissement constant, habituel pour les zones cuticulaires souples des larves d'Holométaboles (TEISSIER, 1931). Ces phénomènes sont illustrés par le tableau 3 qui montre que, si le thorax et l'abdomen doublent presque de longueur, les sclérites céphaliques ainsi que les expansions pronotales gardent une longueur constante. Ces faits mériteraient une analyse biométrique sortant du cadre de ce travail ; leur originalité apparaît nettement par comparaison avec les lois exposées dans le travail fondamental de TEISSIER (1931) sur « la croissance des Arthropodes » où sont étudiées les diverses allométries de croissance des téguments sclérifiés. Remarquons, dès maintenant, que la mandibule et les expansions pronotales sont, dès la naissance de la larve primaire, dépourvues, dans leur partie apicale, d'un épithélium normal. C'est dans l'intervention de ces processus de dégénérescence que réside l'originalité de la « croissance » de ces organes. On comprend ainsi qu'une zone à tégument non tanné, celle des expansions pronotales, qui dégénérera partiellement, évolue apparemment comme une zone à tégument dur.

TABLEAU 3

Accroissement de la longueur des téguments souples thoraco-abdominaux (L_t)
Constance de la longueur des téguments tannés (L_c : longueur de la capsule céphalique)
et des téguments souples (L_e : longueur des expansions pronotales)

	Jeunes L I	L I âgées	Accroissement relatif
Lc	128 μ	128 μ	1
Le	108 μ	92 μ	1
Lt	512 μ	896 μ	1,7
Lc/Lt	1/4	1/7	
Le/Lt	1/5	1/9	

2. 213. *L'abdomen.*

Il est formé de dix segments dont les zones dorsales sont moins développées que les zones ventrales, d'où la courbure générale du corps de la larve primaire (Pl. V, fig. A). Les deux derniers segments s'étendent alors très loin vers l'arrière, faisant apparaître l'anus subterminal au voisinage du huitième segment. En fait, chez le Braconide étudié, la partie distale doit être considérée comme analogue à l'expansion caudale de certaines larves primaires d'Ichneumonide en raison de la position subterminale de l'anus, qui est dorsal chez les premiers, ventral chez les

seconds. On ne doit donc pas considérer ces deux expansions comme homologues : chez les Braconidae comme *Opius*, l'expansion caudale est ventrale et peu marquée, alors que chez les Ichneumonidae, elle est essentiellement dorsale. La partie terminale est prolongée par deux tubercules relevés qui rappellent les terminaisons bifurquées de certaines larves de Diapriidae. La larve primaire d'*Opius, mandibulée*, a cependant une extrémité *caudée et bifurquée*. La mise en évidence de la combinaison de ces trois caractères révèle que les classifications générales proposées (CLAUSEN, 1940) méritent d'être précisées car l'exemple d'*Opius* montre qu'il est illusoire, pour l'instant, d'opposer des types caudés, mandibulés ou bifurqués.

2. 22. *L'évolution organogénétique et le nombre de stades larvaires.*

2. 221. *La larve primaire.*

Elle est caractérisée par sa tête épaisse, plus large que les 13 métamères abdominaux qui vont en s'amincissant de l'avant vers l'arrière. A l'éclosion, la larve mesure 600 μ et la capsule céphalique 215 μ de largeur et 225 μ de longueur. L'abdomen est recourbé dorsalement : cela provient de l'absence, chez *Opius*, de la dernière étape de l'embryogenèse pendant laquelle, chez les Hyménoptères libres, se produit le repliement ventral de l'abdomen. En limitant nos références aux Opiinae, notons qu'il en est de même chez *Opius ilicis* (CAMERON, 1941) et chez *Diachasma crawfordii* (KEILIN et PICADO, 1913). KEILIN et PICADO ont attiré l'attention sur un plus grand développement de la face ventrale, reconnue par la présence de la chaîne nerveuse qui est un des systèmes les plus faciles à observer chez *Opius concolor*. BAUME-PLUVINEL (1915) avait également signalé ce développement de la face ventrale chez *Adelura gahani*. Les travaux ultérieurs de PEMBERTON et WILLARD (1918) sur *Diachasma tryoni*, *Opius humilis* et *Diachasma fullawayi*, ainsi que ceux de WILLARD sur *Opius fletcheri* (1920), présentent une confusion entre les faces dorsale et ventrale ; cette erreur est préjudiciable à la reconnaissance d'une expansion caudale ventrale chez les Opiinae.

Les mandibules, très grandes, mesurent 95 μ de longueur ; leurs cuspides, recourbées distalement, se croisent au repos.

Les expansions pronotales, dont la fonction n'est pas établie, mesurent 90 μ de longueur ; elles sont légèrement coudées après leur insertion proximale. Chaque tubercule de la bifurcation terminale mesure 36 μ ; il est orné de papilles apparaissant comme des spicules. On observe également ces papilles sur la face ventrale du thorax et de l'abdomen. Les dimensions de ces trois structures, mandibules, expansions pronotales et tubercules terminaux, constantes au cours du premier stade, constituent un ensemble de caractères biométriques utilisables pour des travaux de taxinomie.

Le tube digestif et ses annexes sont aisément observables sur des préparations tissulaires suffisamment fines pour permettre le comptage des cellules. On dénombre 70 cellules environ pour chaque glande salivaire et 70 cellules par tube de Malpighi. Il est prématuré de dire si cette précision dans l'observation pourra être utilisée dans des descriptions systématiques, mais cela peut cependant être envisagé.

Le corps gras et les œnocytes ne sont pas très apparents ; il en est de même pour les disques imaginaux parmi lesquels on peut cependant distinguer, en vue

latérale, les disques pédieux qui apparaissent comme de légers épaississements épidermiques.

Les disques des génitalias, non apparents, doivent cependant être différenciés ; en effet, on les observe à la fin de la première intermue, dans la partie postérieure en formation de la L II, encore recouverte par la première cuticule larvaire. L'extrémité postérieure du corps varie en fonction du sexe (Pl. V). Chez les mâles, l'abdomen est régulièrement effilé (fig. D) alors que, chez les femelles, les épaississements latéraux du 8e segment confèrent à l'ensemble un aspect trilobé (fig. E).

La première intermue larvaire, longue, dure 48 heures environ. La prise de nourriture est alors très importante ; la longueur totale passe de 600 à 900 μ ce qui correspond surtout à un allongement du thorax et de l'abdomen (BILIOTTI et DELANOUE, 1959).

2. 222. *Le deuxième stade larvaire.*

Nous disposons de plusieurs techniques pour obtenir des larves qui sont, incontestablement, des larves du deuxième stade larvaire.

— Des cultures *in vitro*, en goutte pendante, de larves jeunes (18 heures) ou plus âgées (36 heures), ont permis l'observation de la mue entre le premier et le second stade. Les larves II ayant alors été bien caractérisées ont pu être, par la suite, reconnues et étudiées parmi les larves hétérogènes prélevées par dissection.

— L'emploi du milieu de culture D_{22}, mis au point pour les cultures de cellules « primaires » de Drosophile (ÉCHALIER, OHANESSIAN et BRUN, 1965), permet le déroulement du développement, dans des conditions artificielles, de l'œuf jusqu'au deuxième stade larvaire. Des œufs de 40 heures, à la fin de la troisième période (Pl. III, 3 *b*), au moment où apparaissent les ébauches pronotales, prélevés dans des larves de Cératite parasitées, sont mis isolément en culture en goutte pendante. L'éclosion de l'œuf se fait 24 heures plus tard ; la larve I, entourée de cellules du chorion, est alors active : on voit parfaitement le fonctionnement de la pompe alimentaire qui aspire le milieu nutritif. Quatre jours après la mise en culture, la larve primaire présente l'aspect pansu caractéristique de la fin de l'intermue ; le jour suivant, l'ecdysis se produit et la larve du deuxième stade est libérée, au 5e ou 6e jour de culture.

— On peut observer cette exuviation après 24 heures de culture si des larves primaires sont prélevées dans le puparium de la Cératite 3 jours après la ponte d'*Opius* : l'utilisation de milieu nutritif n'est pas indispensable dans ces conditions et la mue se déroule même dans une solution saline de Ringer-Ephrussi.

La larve du deuxième stade a un aspect cylindrique, l'arrière de la tête étant aussi large que le reste du corps ; les expansions pronotales, bien que réduites, sont très visibles. Ces caractères suffisent à reconnaître les L II parmi les différentes larves prélevées dans des pupariums disséqués 4 jours après la ponte du parasite.

Par rapport à la L I, les changements les plus importants sont ceux qui concernent la tête, qu'il est malaisé de décrire *in vivo*, car il est très difficile d'y reconnaître les appendices céphaliques. Les pièces buccales peuvent être identifiées sur des préparations cuticulaires (Pl. IV, fig. C) ; les mandibules, très réduites et très écartées, apparaissent comme des « coins » et les lobes maxillaires et labiaux sont à peine ébauchés et dépourvus de papilles mélanisées.

Les organes, étudiés sur des préparations tissulaires, montrent peu de changement (Pl. V, fig. B) ; le système nerveux est relativement moins volumineux que chez la larve du premier stade. Les glandes salivaires comportent chacune 80 cellules environ ; l'augmentation de ce nombre peut être due à une plus grande facilité d'observation. Chaque tube de Malpighi est composé de 70 cellules environ.

Les disques imaginaux sont tous facilement observables bien qu'ils ne se présentent alors que comme des épaississements progressifs de l'épiderme. Les disques pédieux apparaissent comme six zones circulaires, de même que les 4 disques alaires pour lesquels on peut noter, à ce stade, un plus grand développement des ébauches mésothoraciques que des ébauches métathoraciques. Les disques imaginaux des génitalias permettent, dès ce stade, de reconnaître les larves mâles des larves femelles. Les ébauches des génitalias mâles sont paires et situées sur le 9^{e} segment ; chez les femelles, on trouve 3 paires d'ébauches : une paire sur le 7^{e} segment, de part et d'autre du dernier ganglion nerveux de la chaîne ventrale, une deuxième sur le 8^{e} segment et une autre sur le 9^{e} ; toutes ces ébauches sont de simples zones circulaires superficielles (Pl. VII, fig. A ; Pl. VI, fig. A).

Il ne faut pas penser que la présence de ces ébauches caractérise le deuxième stade ; le fait qu'elles n'aient pas été observées chez les larves primaires pourrait provenir d'une investigation alors impossible avec les méthodes d'observation utilisées, car, dès le premier stade, nous avions noté la présence des ébauches pédieuses.

En conclusion, la larve du deuxième stade est caractérisée par la régression des mandibules, la perte des tubercules terminaux et la présence d'une expansion pronotale réduite par rapport à celle de la L I, mais toujours plus longue que large.

2. 223. *Le stade larvaire terminal.*

On peut être assuré d'être en présence d'une larve du dernier stade lorsque le parasite ne croît plus, qu'il ne se nourrit plus et que le puparium est vidé de son contenu initial. Les larves des quatre derniers jours avant la nymphose répondent à ces caractères. Les structures cuticulaires suivantes : spicules (Pl. IV, fig. E), sclérites céphaliques (Pl. IV, fig. E), stigmates (Pl. V, fig. F) caractérisent ce stade. Les spicules, assez semblables à celles du premier stade, mais considérablement plus grandes et nombreuses, apparaissent plus nettement qu'alors sur l'ensemble du corps. Les stigmates ont un péritrème circulaire, d'un diamètre de 20 μ. Les sclérites céphaliques n'apparaissent que sur des préparations cuticulaires après coloration. Les mandibules sont partiellement mélanisées, les cuspides et les articulations basales étant d'un jaune clair.

L'anatomie interne (fig. 10) présente peu de changement par rapport au deuxième stade. Pour le tube de Malpighi et pour les glandes salivaires, le nombre des cellules visibles de chaque côté de la lumière est peu différent (respectivement 90 et 100). Au niveau de chacun des huit stigmates abdominaux, on peut observer, beaucoup plus nettement que chez la L II, 5 à 8 œnocytes répartis sur une ou deux lignes dorso-ventrales. Ces trois catégories de cellules, qui croissent régulièrement sans se diviser, sont présentes en nombre constant. Il serait intéressant d'établir ce qu'il en est pour l'ensemble des larves de Térébrants.

La chaîne nerveuse abdominale a un aspect très différent de celui de la chaîne de la L II : les ganglions ventraux, relativement moins grands, sont réunis entre chaque métamère par deux connectifs, longs et grêles, nettement séparés.

L'aspect des disques imaginaux des ailes, des pattes et des génitalias varie de manière très importante entre le deuxième et le dernier stade larvaire. Dès le début du stade terminal, une membrane péripodiale entoure chaque structure imaginale ; chacune des ébauches thoraciques possède ainsi une bordure circulaire interrompue dorsalement. Chaque paire d'ébauches de génitalias, tant mâles que femelles, présente des membranes confondues dans le plan sagittal de manière à former deux arceaux contigus, ouverts vers l'avant, convexes vers l'arrière.

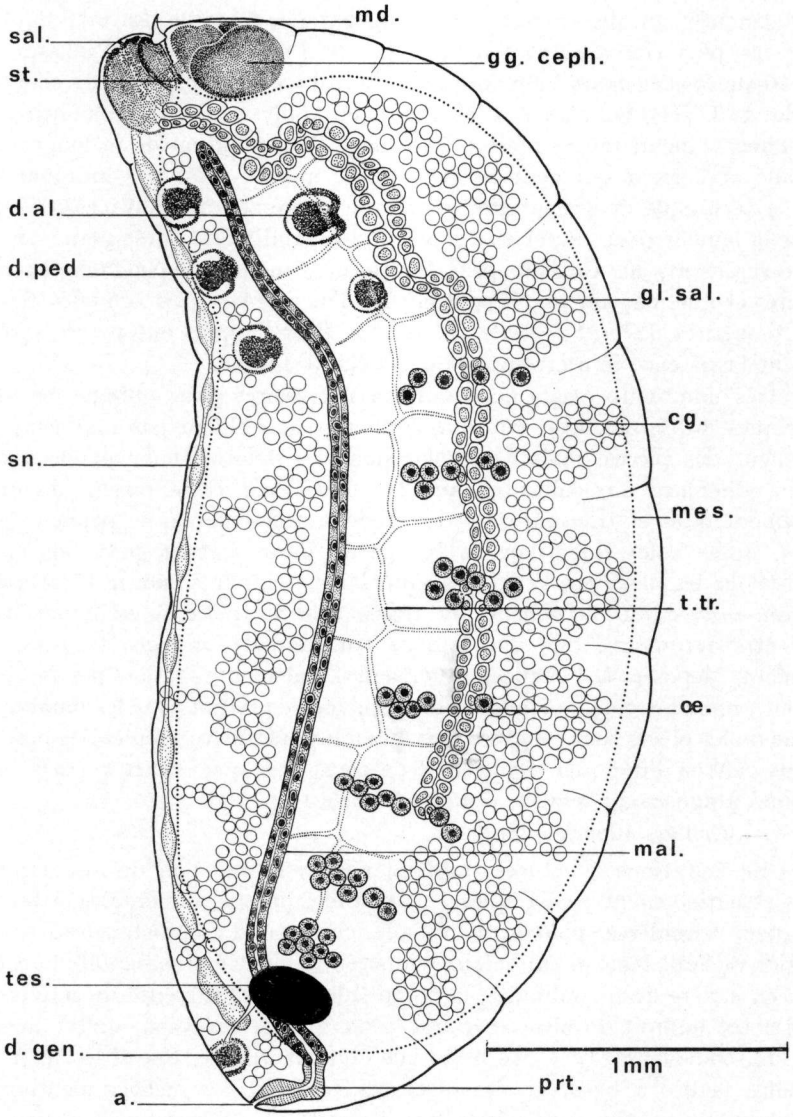


FIG. 10. — *Larve terminale d'*Opius concolor

a. : anus. c. g. : corps gras. d. al. : disques imaginaux alaires. d. ped. : disques imaginaux pédieux. d. gen. : disques imaginaux des génitalias. gg. ceph. : ganglions céphaliques. gl. sal. : glandes salivaires. mal. : tubes de Malpighi. md. : mandibule. mes. : mésentéron. oe. : oenocytes. prt. : proctodéum. sal. : orifice salivaire. sn. : système nerveux. st. : stomodéum. t. tr. : tronc trachéen. tes. : testicule.

2. 224. *Stades intermédiaires et nombre de stades larvaires.*

Les auteurs suivants, ayant étudié les Opiinae, PEMBERTON et WILLARD, 1918 (*Diachasma tryoni*), WILLARD, 1920 (*Opius fletcheri*), et CAMERON, 1941 (*Opius ilicis*), admettent l'existence de deux stades larvaires intermédiaires, donc de quatre stades au total. Trois critères sont pris en considération dans ces travaux : la taille des mandibules, la présence du système trachéen et celle de l'ornementation cuticulaire. Ces auteurs s'accordent pour penser que les stades II et III, dépourvus de système trachéen et de spicules, se distinguent par la taille des mandibules. Les données les plus convaincantes sont celles de PEMBERTON et WILLARD (1918), d'après lesquelles des mandibules, dont la taille diffère de 30 p. 100 (21 µ chez la L. II, 35 µ chez la L. III), peuvent être observées en apolysis. Mais ces données ne sont pas absolues : aucun repère n'est précisé pour l'appréciation de la longueur de la mandibule et l'erreur qui peut entacher cette mesure n'est pas indiquée. Par le fait de la technique de préparation employée (PEMBERTON et WILLARD, 1918), le poids de la lamelle peut causer une rupture des mandibules. Il est permis de penser qu'un écrasement, ne causant pas de rupture, modifie cependant les mesures ultérieures et que, par ailleurs, il peut chasser l'air des trachées : en effet, des préparations tissulaires d'*Opius concolor* (Pl. V, fig. B et C) nous ont permis d'observer nettement l'existence ininterrompue du système trachéen.

De très nombreux essais nous ont été nécessaires pour obtenir des données biométriques utilisables. Les écueils à surmonter ne résident pas uniquement dans l'écrasement des pièces, mais également dans les déformations qu'elles subissent par leur adhérence aux lames et aux lamelles. Pour cette raison, les cuticules extrêmement fines et transparentes des stades intermédiaires ne peuvent pas être montées, après coloration, dans le baume du Canada, tout au moins en grand nombre. Pour les observer, il faut, au préalable, remplir à moitié la cavité d'une lame creuse avec du lactophénol, y transporter la pièce à examiner qui doit ensuite être recouverte par une lamelle sur laquelle une goutte pendante de lactophénol, déposée à l'avance, favorisera l'étalement de la cuticule. Pour la mandibule, une variation de longueur de 25 p. 100 se produit avec les montages dans le baume où les pièces sont toujours plus ou moins déformées ; seules, les précautions que nous venons d'indiquer permettent de considérer que l'écart entre les mesures correspond à une erreur relative d'une valeur de 10 p. 100.

— *Critères biométriques.*

Les mensurations effectuées (tabl. 4) montrent que l'on dispose de plusieurs organes essentiellement céphaliques : mandibule, pompe alimentaire et tentorium. La longueur considérée, pour la mandibule, correspond à la distance entre le point d'insertion de l'apodème mandibulaire adducteur et l'extrémité mandibulaire apicale. Un peu en arrière des mandibules, la pompe alimentaire présente un rétrécissement et c'est à cet endroit, localisé avec une assez grande précision, qu'est mesurée la largeur du stomodeum. La barre tentoriale étant rectiligne, fine et ses déformations éventuelles faciles à observer, les distances séparant les orifices métatentoriaux représentent un critère utilisable. Les mesures de ces structures (mandibule, pompe alimentaire et tentorium) sont en faveur de l'existence d'un troisième stade larvaire pour lequel les nombres obtenus augmentent de 30 p. 100 par rapport à ceux du stade II.

Les stigmates présentent également chez la L, III un accroissement de taille important. Alors que, chez la L, II, nous n'avons pu observer qu'une soudure des troncs trachéens à la paroi du corps, sans jamais voir de péritrème, chez la L, III, un péritrème circulaire de 4 μ de diamètre a pu être mis en évidence (Pl. V, fig. F).

TABLEAU 4

Critères d'identification du stade intermédiaire entre la L II et la larve terminale

	L II	L III = Li	L IV = Lt
Taille de la mandibule	28 μ ± 3 μ	45 μ ± 5 μ	97 μ ± 3 μ
Mélanisation mandibulaire ..	—	—	+
Largeur de la pompe alimentaire	35 μ	64 μ	97 μ
Longueur du tentorium	190 μ	295 μ	357 μ
Sclérites céphaliques	—	—	+
Expansions pronotales	33 × 21 μ	18 × 16 μ	—
Longueur des connectifs nerveux	+	++	+++
Membrane péripodiale	—	—	+
Ornementation cuticulaire visible au microscope optique	—	—	+
Stigmates	?	4 μ	22 μ
Expansion caudale.....	+	±	—

— *Critères organogénétiques.*

Certaines structures, appelées à dégénérer et particulièrement développées chez la L, I, disparaissent subitement et n'existent ni chez la L, II ni chez la L, III éventuelle : c'est le cas de la bifurcation caudale et des papilles tégumentaires. La disparition progressive d'autres structures permet de distinguer les deux stades intermédiaires. Il en est ainsi pour l'allongement des expansions pronotales : plus longues que larges chez la L, II (33 × 21 μ), elles sont presque aussi longues que larges (18 × 16 μ) et plus petites chez la L, III. Il en est de même pour l'expansion caudale, encore développée chez la L, II, ce qui confère à l'anus une position nettement dorsale alors que, chez la L, III, l'anus a une position terminale, correspondant à une disparition de l'expansion caudale.

Les rapports entre les ganglions nerveux métamériques et les connectifs varient progressivement : chez la L, II, les connectifs viennent de s'individualiser, ils ont alors une taille voisine de celle des ganglions (Pl. V, fig. B) ; chez la L, III, la taille des connectifs, qui deviennent longs et grêles, augmente plus que celle des ganglions (Pl. V, fig. C).

— *Preuves directes de l'existence de quatre stades larvaires.*

Les variations biométriques, les évolutions organogénétiques qui viennent d'être étudiées prouvent l'existence d'un stade larvaire intermédiaire, distinct du second. La preuve la plus nette de ce fait est apportée par l'observation des expansions pronotales d'une larve II prête à muer (Pl. IV, fig. F) ; on voit alors nettement

la présence, dans l'ancienne expansion pronotale allongée, d'une nouvelle expansion réduite et plus trapue.

Par ailleurs, il est aisé de différencier la L$_4$ III du stade terminal : elle ne possède, en effet, ni les sclérites céphaliques, ni les ornementations cuticulaires, ni les membranes péripodiales du stade terminal. Il a été plus difficile d'établir qu'aucun stade intermédiaire n'existe entre la L$_4$ III et le stade terminal, c'est-à-dire que le quatrième stade larvaire est le stade terminal. L'existence d'un stade éventuel entre la L$_4$ III et la larve terminale pourrait être envisagée en raison des augmentations de taille considérables pour certaines structures comme les mandibules dont la longueur, passant de 45 à 97 µ, est plus que doublée et, plus particulièrement, comme les stigmates dont l'accroissement est de 500 p. 100 (4 à 20 µ) entre la L$_4$ III et le stade terminal. Il est difficile, cependant, d'observer le passage direct d'une mandibule de 45 µ à une mandibule de 97 µ, chez une L$_4$ III en apolysis, car la longueur de la nouvelle mandibule, dont on n'aperçoit que la cuspide, ne peut être déterminée. Par contre, l'observation de la superposition de deux stigmates (Pl. V, fig. F), l'un très petit, le second développé (20 µ) et appartenant à une cuticule pourvue de papilles, lève toute ambiguïté quant au passage direct de la L$_4$ III à la larve terminale. On trouve ainsi la confirmation que la troisième mue larvaire, qui s'accompagne d'une croissance extrêmement importante des mandibules et des stigmates, donne naissance à un quatrième et dernier stade larvaire.

2. 23. *Chronologie du développement larvaire et évolution des disques imaginaux.*

Le but de ce paragraphe est de souligner que l'apparition des disques imaginaux est précoce et que leur évolution permet de préciser les étapes du développement d'*Opius concolor*. En effet, à partir du deuxième stade larvaire, tous les disques imaginaux peuvent être mis en évidence et leur structure permet de compléter les distinctions entre les différents stades. De plus, la connaissance de leur évolution, particulièrement celle des ébauches génitales, est capitale pour apprécier l'état de développement de la larve terminale. Le dernier stade larvaire est, en effet, de beaucoup le plus long : débutant le 5^e jour après l'éclosion de l'œuf, il dure 6 à 7 jours, jusqu'à la mue nymphale qui se produit le 11^e jour pour les larves mâles, un jour plus tard pour les femelles. Des repères chronologiques, indiqués dans le tableau dichotomique (tabl. 5) ainsi que l'état de développement des ébauches alaires et pédieuses, ne seront signalés que pour les étapes les plus caractéristiques de l'évolution des ébauches génitales sur laquelle nous insisterons plus particulièrement (Pl. VI et VII), car elle est la moins connue.

Parmi les nombreux auteurs qui ont étudié les ébauches génitales, sur lesquelles le travail de SNODGRASS (1957) donne une bibliographie complète, seul D'ROSARIO (1942) signale leur apparition au deuxième stade larvaire. En effet, la plupart des auteurs ne la situent qu'à la fin du dernier stade larvaire et ne décrivent le dimorphisme sexuel qu'à partir du stade nymphal.

Chez *Opius concolor*, nous avons observé que l'apparition des ébauches génitales est très précoce ; aux 2^e et 3^e stades larvaires, ces ébauches sont semblables et peu différenciées, aussi bien chez les femelles que chez les mâles.

Par contre, les structures imaginales sont bien étudiées chez les Hyménoptères et d'excellentes mises au point bibliographiques ont été réalisées lors de travaux sur les génitalias mâles (LIOTTA, 1964) et femelles (GENDUSO, 1969) d'*Opius concolor*.

Afin de pouvoir interpréter l'évolution des ébauches génitales qui se produit au cours de la dernière intermue larvaire, leur étude jusqu'au stade nymphal (Pl. VI, fig. I) a été suffisante pour les femelles, alors qu'elle a dû être poursuivie jusqu'au stade adulte pour les mâles (Pl. VII, fig. I).

On peut considérer trois périodes principales dans l'évolution des génitalias. Pendant la 1re période, qui correspond approximativement au premier jour du développement de la larve terminale, la croissance larvaire n'est pas complètement terminée : la taille de la larve passe de 3,2 à 5 mm ; les ébauches imaginales, toutes semblables, subissent seulement un accroissement de taille, leur forme n'étant pas modifiée. Puis, la différenciation intervient et s'accentue au cours des quatre jours suivants : les pattes, les ailes, les antennes évoluent peu, mais l'apparition de l'ébauche des valves externes chez la femelle (Pl. VI, fig. E), du pénis chez le mâle (Pl. VII, fig. D) constituent, dès la 24e heure, des modifications relativement faciles à définir. Cette évolution continue entraîne, le quatrième jour, un recouvrement de la partie proximale des génitalias femelles (Pl. VI, fig. G) et un début d'individualisation des volselles chez le mâle (Pl. VII, fig. F). Pendant cette période, les ailes sont nettement allongées, les antennes longues et coudées. Ces modifications s'accentuent jusqu'au cinquième jour après lequel l'apparition d'une constriction entre les deux premiers métamères abdominaux marque le début de la troisième et dernière période pendant laquelle l'apolysis est totale tandis que s'achève la morphogenèse nymphale (Pl. VI, fig. H et I et Pl. VII, fig. G et H).

CONCLUSION

L'originalité de cette étude, par rapport à celles qui lui sont similaires, réside dans l'utilisation de méthodes qui ont permis les mensurations des structures cuticulaires et l'observation de l'anatomie interne, à l'exception du système musculaire.

Par la synthèse des données acquises, quatre stades larvaires ont pu être distingués chez *Opius concolor*. Au cours de ces stades se déroulent des phénomènes de croissance particulière. Par le développement ou la régression d'organes divers, les quatre larves successives peuvent constituer trois catégories. La première d'entre elles correspond à la larve primaire, larve unique par la possession d'organes qui disparaîtront brusquement (bifurcation caudale), qui perdront définitivement un caractère important (mélanisation de la capsule céphalique), ou qui diminueront soudainement de taille (mandibule). La durée de ce stade est relativement longue (deux jours).

Puis viennent les larves des stades intermédiaires, au nombre de deux chez *Opius*, qui présentent des changements morphologiques minimes. Il se produit un accroissement faible de la taille d'organes qui, tels que la mandibule, avaient considérablement régressé à la première mue. La régression des expansions pronotales, amorcée au cours du stade I, est régulière. La pompe alimentaire est une des rares structures cuticulaires dont la croissance, discontinue, suit les lois classiques (Teissier, 1936) au cours de ces stades intermédiaires. La durée de ceux-ci est d'ailleurs très courte ; ils apparaissent comme des stades de transition.

La larve terminale, enfin, est tout aussi originale que la larve primaire puis-

TABLEAU 5

Tableau dichotomique et chronologique du développement larvaire chez Opius concolor

1 *a*	De fortes mandibules allongées. Une expansion pronotale trois fois plus longue que large. Les derniers segments dépassent l'anus qui est dorsal, partie postérieure bifurquée. Pas d'attaches stigmatiques visibles, une faible ornementation cuticulaire	2
1 *b*	Mandibules non allongées. Expansion pronotale moins de deux fois plus longue que large ou nulle. Anus subterminal ou terminal, extrémité postérieure non bifurquée. Attaches stigmatiques visibles, péritrème indistinct, vestigial ou fonctionnel	3
2 *a*	Tête égale au quart de la longueur abdominale. Expansion pronotale dépassant le prothorax	Jeune larve primaire, 0 h à 28 h.
2 *b*	Tête égale au septième de la longueur abdominale. Expansion pronotale ne dépassant pas le prothorax. *Remarque :* l'écart d'une valeur avec ces valeurs extrêmes situe approximativement l'âge d'une larve primaire	Larve primaire âgée de 42 h.
3 *a*	Expansion pronotale visible sur le vivant. Stigmates réduits ou nuls. Pas d'ornementation cuticulaire apparente	**4**
3 *b*	Expansion pronotale invisible sur le vivant. Stigmates réduits ou développés. Ornementation cuticulaire visible ou nulle	**5**
4 *a*	Expansion pronotale plus longue que large. Tête à peu près aussi large que le corps qui est cylindrique. Les troncs trachéens se rattachent à la paroi sans qu'un péritrème soit visible	2e stade. Stade fugace, de la 44e à la 60e h.
4 *b*	Expansion pronotale moins longue que large. La tête et le dernier segment rétrécis, le corps est fusiforme. Péritrème stigmatique de 4 μ de diamètre	3e stade jeune, de la 60e à la 72e h.
5 *a*	Mandibules de 50 μ sans cuspide allongée. Une proéminence marque l'emplacement de l'expansion pronotale sur des préparations cuticulaires. Péritrème stigmatique de 4 μ de diamètre. Disques imaginaux toujours sans membrane péripodiale nette. Pas de sclérites céphaliques. Pas d'ornementation cuticulaire apparente	3e stade âgé, de la 72e à la 80e h.
5 *b*	Mandibules de 90 μ avec une cuspide plus longue que large. Pas d'expansions pronotales. Péritrème stigmatique de 20 μ de diamètre. Disques imaginaux plus ou moins développés, entourés d'une membrane péripodiale. Des sclérites céphaliques. Des papilles cuticulaires sur le thorax et l'abdomen. *Remarque :* Au début du dernier stade, la taille indique l'âge d'une larve ; après arrêt de l'alimentation, il faut considérer le développement des ébauches des pattes et des génitalias	6
6 *a*	Tous les disques imaginaux sont circulaires, l'aile antérieure pouvant être légèrement pointue. La taille est inférieure à 4 mm	Stade 4, de 0 à 24 h.
6 *b*	Les disques antennaires se coudent, les deux ailes sont triangulaires, les bourgeons de la gaine de la tarière et du pénis ont apparu. La taille est comprise entre 4 et 5 mm	**7**
7 *a*	Le mucron terminal des disques pédieux est plus petit que la zone proximale ; chez la femelle, les ébauches du 8e segment ne sont pas coudées, chez le mâle, l'ébauche du pénis n'est pas allongée. Les ébauches alaires ne sont pas plus longues que larges	Stade 4, de 2 h à 46 h.

TABLEAU 5 *(suite)*

7 *b*	La partie basale des ébauches pédieuses est aussi développée que la partie distale ; chez la femelle, les gonapophyses du 8e segment sont coudées ; chez le mâle, l'ébauche du pénis est allongée. Les ailes sont plus longues que larges	8
8 *a*	Les apophyses femelles du 8e segment ne recouvrent pas celle du 9e, les ébauches paires des génitalias mâles sont dédoublées, les antennes forment une boucle simple	Stade 4, de 48 h.
8 *b*	Les apophyses femelles des 8e et 9e segments sont associées, les ébauches paires des génitalias mâles sont dédoublées, les antennes forment deux boucles	9
9 *a*	Les ébauches alaires n'atteignent pas les ébauches pédieuses	Stade 4, de 3 à 4 jours
9 *b*	Les ébauches alaires atteignent les ébauches pédieuses	10
10 *a*	Pas de constriction entre les deux premiers métamères abdominaux. Les ébauches pédieuses ne présentent qu'un seul coude. La base des ébauches génitales femelles s'invagine en émigrant vers l'avant de l'abdomen	Stade 4, de 5 jours.
10 *b*	Une constriction entre les deux premiers métamères abdominaux, les ébauches pédieuses présentent deux coudes importants. La base des ébauches génitales femelles atteint le 5e métamère abdominal	Stade 4, de 6 jours.

qu'elle est la seule chez laquelle font défaut des organes présents aux stades précédents. On trouve un accroissement considérable, sans aucun rapport avec ce que l'on connaît chez les formes libres, de la taille de structures cuticulaires comme les stigmates ; la croissance des mandibules qui, en valeur absolue, reprennent leur taille initiale, est importante. Dès le début de ce stade les disques imaginaux présentent un aspect particulier, plus différencié, puis ils évoluent progressivement pour donner les appendices nymphaux au cours d'une dernière intermue très longue, d'une durée égale à celle de tous les autres stades larvaires.

La première et la dernière mues larvaires apparaissent comme remarquables : leurs caractéristiques opposées, régression pour la première, croissance extrêmement importante pour la dernière, pourraient correspondre à des exigences biologiques que nous analyserons dans la suite de notre étude.

Reçu pour publication en juillet 1972.

REMERCIEMENTS

Cette étude entreprise avec l'aide des Stations de l'I. N. R. A. d'Antibes et de Versailles, représente un des articles principaux d'une thèse de Doctorat d'État. Je remercie vivement le personnel de ces stations ainsi que celui du Laboratoire de Palerme (Istituto di Entomologia agraria) pour les nombreux envois de matériel, ainsi que Mme J. Tortech qui entretient mes élevages à la Faculté des Sciences de Paris.

Mesdames Y. Neefs-Teissier et A. Dorme ont apporté une collaboration précieuse et efficace à la réalisation et à l'illustration de cet article ; je leur renouvelle mes remerciements très amicaux.

L'illustration photographique a été réalisée au Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, au Museum. J'adresse l'expression de ma reconnaissance à Madame LEVI qui m'a facilité cette tâche.

Le travail de microscopie électronique a été effectué au Laboratoire de botanique de l'E. N. S. avec la participation très compétente de M. Y. BOULIGAND, maître-assistant à l'Université de Paris VI.

Je remercie particulièrement M.E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie de l'I. N. R. A, pour le bienveillant accueil qu'il m'a toujours réservé et pour la possibilité qu'il m'a offerte de publier cet article dans les *Annales de Zoologie - Écologie animale* de l'I. N. R. A.

SUMMARY

HOST-PARASITE RELATIONSHIPS IN THE *CERATITIS CAPITATA* WIED. (DIPTERA, TRYPETIDAE) AND *OPIUS CONCOLOR* SZEPL. (HYM. BRACONIDAE) COUPLE. I. — MORPHOLOGY AND ORGANOGENESIS OF *CERATITIS CAPITATA* (LARVAL AND PUPAL DEVELOPMENT) AND *OPIUS CONCOLOR* (EMBRYONIC AND LARVAL DEVELOPMENT)

By comparing cuticle structures of larvae of *Ceratitis capitata* we have been able to note the characteristics defining each of the three larval instars.

A cellular epidermic strain corresponding to the dehiscence line of the puparium has been noticed ; its evolution has been studied during the last two instars.

The cuticle structures have been investigated by cytological methods during the puparium formation, in order to study the infracuticle evolution.

The methods of investigation of the cuticle, when applied to the pupa result in a better definition of the structural characteristics needed for the diagnosis of the phases of the pupal development, and are displayed in a chronological table.

The study of the embryonic morphology and of the morphological and organogenetical development of the larvae of *Opius concolor* has resulted in an accurate knowledge of the phenomenology and chronology of development of this Braconid.

It was possible to describe the larval anatomy as soon as the 1st instar *in toto* and at the cellular level, using particular techniques of dissection and histologic and cuticle colorations. The existence of 4 larval instars has thus been made obvious for *Opius concolor*.

This study has given biometrical data for the cephalic structures (mandibles, stomodeum, tentorium) and morphological observations for the organs in constant retrogression (pronotum and caudal processes) or presenting a progressive differentiation (nervous system, imaginal discs).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABERCROMBIE W. F., 1936. Studies on cell number and the progression factor in the growth of Japanese Beetle larvae (*Popillia japonica* NEWMAN). *J. Morph.*, **59**, 91-112.

AMY R. L., 1961. The Embryology of *Habrobracon juglandis* (ASHMEAD). *J. Morph.*, **109**, 199-210.

ANDERSON D. T., 1962. The Embryology of *Dacus tryoni* (FROGG.) (Diptera, Trypetidae (= Tephritidae), the Queensland fruit-fly. *J. Embryol. exp. Morph.*, **10**, 248-292.

ANDERSON D. T., 1963. The larval development of *Dacus tryoni* (FROGG.) (Diptera, Trypetidae)- I. Larval instars, imaginal discs and haemocytes. *Austr. J. Zool.*, **11**, 202-218.

ANDERSON D. T., 1964 *a*. The larval development of *Dacus tryoni* (FROGG.) (Diptera, Trypetidae) - II. Development of imaginal rudiments other than the principal discs. *Austr. J. Zool.*, **12**, 1-8.

ANDERSON D. T., 1964 *b*. The Embryology of *Dacus tryoni* (Diptera) - III. Origins of imaginal rudiments other than the principal discs. *J. Embryol. exp. Morph.*, **12**, 65-75.

ANDO H., OKADA, M., 1958. Embryology of the butterbur-stem Sawfly, *Aglaostigma occipitosa* (Malaise) as studied by external observations (Tenthredinidae Hymenoptera). *Acta Hymenopterologica* I, 55, 62.

ARAMBOURG Y., 1962. Observations sur la biologie de *Dacus oleae* GMEL. (Dipt. Trypetidae) et de son parasite *Opius concolor* SZEPL. (Hym. Braconidae) dans la région sfaxienne en 1961-1962. *Bull. Soc. ent. France* **67**, 197-203.

ARAMBOURG Y., 1964. *Caractéristiques du peuplement entomologique de l'olivier dans le Sahel de Sfax.* Thèse de Doct. Univ. Paris, 137 p.

BACK E. A., PEMBERTON C. E., 1917. The melon fly in Hawaii. *U. S. Dept. Agric. Bull.*, **491**, 1-64.

BAUME-PLUVINEL G. DE LA., 1915. Évolution et formes larvaires d'un Braconide : *Adelura gahani* n. sp. parasite interne de la larve d'un Phytomyzinae (Diptère). *Arch. Zool. exp. gén.*, **55**, 47-59.

BAUTZ A. M., 1971. Chronologie de la mise en place de l'hypoderme imaginal de l'abdomen de *Calliphora erythrocephala* MEIGEN (Insecte, Diptère, Brachycère). *Arch. Zool. exp. gén.*, **112**, 157-178.

BILIOTTI E., DELANOUE P., 1959. Contribution à l'étude biologique d'*Opius concolor* SZEPL. (Hym. *Braconidae*) en élevage de laboratoire. *Entomophaga*, **4**, 7-14.

BODENSTEIN D., 1950. *in* DEMEREC M., Biology of *Drosophila*, ch. 4, 275-367. New York, John Willey & Sons, Inc. London, Chapman & Hall, Ltd

BOULIGAND Y., 1972. Fibrous arrangements in biological materials and cholesteric mesophases. *Tissue and Cell*, **4**, 189-217.

BRAUNS A., 1954. Puppen terricoler Dipterenlarven. *Untersuchungen zur Angewandten Bodenbiologie*, **2**, 1-156, 75 Abb., « Musterschmidt », Göttingen.

BRONSKILL J. F., 1959. Embryology of *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera : Tchneumonidae). *Canad. J. Zool.*, **37** 655-688.

CALS Ph., 1970. Discontinuité morphogénétique dans la différenciation postembryonnaire des ailes des Lépidoptères, *Bombyx mori* L. (Bombycidae) et *Pieris brassicae* L. (Pieridae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, D **270**, 2666-2669.

CALS-USCIATI J., 1966. Organisation interne et morphologie du stade larvaire terminal d'*Opius concolor* (Hym. Braconidae). *Ann. Soc. Ent. France*, N. S., **2**, 629-640.

CALS-USCIATI J., 1972. Existence et différenciation précoce d'une lignée cellulaire épidermique larvaire, correspondant à la fente de déhiscence du puparium des Diptères Cyclorrhaphes, chez *Ceratitis capitata* WIEDEMANN. *C. R. Acad. Sc. Paris*, D **274**, 2507-2510.

CAMERON E., 1941. The biology and post-embryonic development of *Opius ilicis* n. sp., a Parasite of the Holly-Leaf miner (*Phytomyza ilicis* CURT.). *Parasitology*, **33**, 8-39.

CLAUSEN C. P., 1940. Entomophagous Insects. Mc Graw-Hill Book Cº Inc., New York and London, 688 p.

COSTANTINO G., 1930. Contributo alla conoscenza della mosca delle frutta (*Ceratitis capitata* WIED.) (Diptera, Trypaneidae). *Boll. Lab. Zool. gen. agr. R. Ist. sup. agr. di Portici*, **23**, 237-322.

DELACHAMBRE J., 1967. Origine et nature de la membrane exuviale chez la nymphe de *Tenebrio molitor* L (Ins. Coleoptera). *Z. Zellforsch.*, **81**, 114-134.

DELANOUE P., 1960 *a*. Essai d'élevage artificiel permanent d'*Opius concolor* SZEPL. sur un hôte intermédiaire et lâchers expérimentaux de ce parasite de *Dacus oleae* GMEL. dans les Alpes Maritimes. *Inf. Oleic. Int.*, **10**, 33-47.

DELANOUE P., 1960 *b*. Lâchers expérimentaux d'*Opius concolor* SZEPL., parasite de *Dacus oleae* GMEL. dans les Alpes-Maritimes. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **46**, 712-718.

DELANOUE P., 1961. Élevage artificiel permanent d'*Opius Concolor* SZEPL., parasite de *Dacus oleae* GMEL. sur *Ceratitis capitata* WIED. *Inf. Oleic. Int.*, **15**, 17-28.

DELANOUE P., 1963. Élevage de laboratoire permanent et artificiel de la Mouche des fruits, *Ceratitis capitata*, I. N. R. A., St. zool. Antibes (non publié).

DELANOUE P., 1964. Perspectives de lutte biologique contre *Dacus oleae* GMEL., au moyen de l'Hyménoptère Braconide *Opius concolor* SZEPL. *Inf. Oleic. Int.*, **26**, 69-79.

DENNELL R., 1946. A study of an insect cuticle : the larval cuticle of *Sarcophaga falculata* Pand.(Diptera) *Proc. roy. Soc. London* (B), **133**, 348-373.

DENNELL R., 1947. A study of an insect cuticle : the formation of the puparium of *Sarcophaga falculata* PAND. (Diptera). *Proc. roy. Soc. London* (B), **134**, 79-110.

D' ROSARIO A. M., 1942. On the development and homologies of the genitalia and their ducts in Hymenoptera. *Trans. roy. Ent. Soc. London*, **92**, 363-415.

ÉCHALIER G., OHANESSIAN A., BRUN G., 1965. Cultures « primaires » de cellules embryonnaires de *Drosophila melanogaster* (Insecte, Diptère). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **261**, 3211-3213.

EFFLATOUN H. C., 1927. On the Morphology of some egyptian Trypaneid larvae (Diptera), with descriptions of some hitherto unknown forms. *Bull. Soc. roy. ent. Egypte*, **1**, 17-50.

EVANS J. J. T., 1967. The integument of the Queensland fruit Fly, *Dacus tryoni* (FROGG). II. Development and ultrastructure of the abdominal integument and bristles. *Z. Zellforsch.*, **81**, 34-48.

FLANDERS S. E., 1942. Oösorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **35**, 251-266.

FRAENKEL G., 1938. The number of moults in the Cyclorrhaphous flies (Diptera). *Proc. roy. ent. Soc. London* (A), **13**, 158-160.

GANIN M., 1869. Materials for a knowledge of the post-embryonal development of Insects. Warsaw, 76 p. (en russe), résumé en allemand par Hoyer. 1877. *Z. Wiss. Zool.*, **28**, 386-389.

GENDUSO P., 1969. Morfologia dell'abdome e dell'apparato riproduttore femminile dell'*Opius concolor siculus* MON. *Boll. Ist. Ent. Agr. e Osserv. di Fitopat. di Palermo.*, **7** (68), 235-255.

HAGEN K. S., 1964. *in* DEBACH P., *Biological control of Insect Pests and Weeds*, ch. 7, 168-246. Chapman and Hall Ltd.

HANNA A. D., 1947. Studies on the mediterranean Fruit-Fly : *Ceratitis capitata* WIED. (Diptera, Trypaneidae). II. Biology and control. *Bull. Soc. Fouad Ier Entomol.*, **31**, 251-285.

HEWITT C. G., 1902. The structure, development and bionomics of the House-Fly, *Musca domestica* LINN. Part II : The breeding habits, development and the anatomy of the larva. *Quart. J. Micr. Sc.*, **52**, 495-545.

HINTON H. E., 1958. Concealed phases in the metamorphosis of Insects. *Sc. Progr.*, **182**, 260-275.

IMMS A. D., 1957. *A general text-book of Entomology including the anatomy, physiology, development and classification of Insects.* Ninth ed. revised by O. W. Richards and R. G. Davies. Methuen and C° Ltd, London, 886 p.

IVANOVA-KAZAS O. M., 1954. The effect of parasitism on the embryonal development of *Caraphractus reductus* R-Kors (Hymenoptera) (en russe). *Trav. Soc. Nat. Leningrad*, **72** (4), 57-74.

IVANOVA-KAZAS O. M., 1956. Comparative study of embryonal development in *Aphidius* and *Ephedrus* (Hymenoptera, Aphidiidae). *Rev. Entom. U.R.S.S.* **25** (2), 215-261. (en russe, avec résumé allemand)

IVANOVA-KAZAS O. M., 1959. Die embryonale Entwicklung der Blattwespe *Pontania capreae* L. (Hymenoptera Tenthredinidae). *Zool. Jahn. Anat.* **77** (2), 193-228.

IVANOVA-KAZAS O. M., 1961. Études sur l'embryologie comparée des Hyménoptères. 264 p. (en russe).

KEILIN D., PICADO C, 1913. Évolution et formes larvaires de *Diachasma crawfordi* n. sp., Braconide parasite d'une mouche des fruits (*Anastrepha striata* SCHIN.). *Bull. Biol. France-Belgique*, **47**, 203-214.

KÜNCKEL D'HERCULAIS J., 1875-1881. Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, Insectes Diptères de la famille des Syrphides, 208 p., 26 pl. Paris.

LIOTTA G., 1964. Descrizione dell'apparato genitale maschile dell'*Opius concolor* SZEPL. *siculus* M. (Hym. Braconidae). *Boll. Ist. Entom. Agr. e Osserv. di Fitopatol. di Palermo*, **5** (38), 193-205.

LOCKE M., 1958. The formation of tracheae and tracheoles in *Rhodnius prolixus*. *Quart. J. micro. Sc.*, **99**, 29-46.

LOCKE M., 1960. The cuticle and wax secretion in *Calpodes ethlius* (Lep. Hesperidae). *Quart. J. Micr. Sc.*, **101**, 333-338.

LOCKE M., 1964. The structure and formation of the integument in insects. *in* ROCKSTEIN, *The physiology of Insecta*, III, 379-470. New York, Acad. Press.

LOWNE B. T., 1890-1892. The Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-fly, (*Calliphora erythrocephala*) V, I, London.

LUDWIG D., ABERCROMBIE, W. F., 1936. Histological changes accompanying the growth of the midintestine of japanese Beetle larvae (*Popillia japonica* NEWMAN). *J. Morph.* **59** (1), 113-122.

MARCHAL P, 1910. Sur un Braconide (Hym.), nouveau, parasite du *Dacus oleae* GMEL. *Bull. Soc. ent. France*, 243-244.

MARCHAL P., 1911. Les parasites de la Mouche de l'olive en Tunisie. *C. R. Acad. Sc.*, Paris 152, 215-218.

MONASTERO S., 1931. Un nuovo parasita endofago della mosca delle olive trovato in Altavilla Milicia (Sicilia). Fam. Braconidae, Gen. *Opius*. *Att. R. Acad. Sc. Lett. Arti Palermo*, **16**, 1-17.

MONOD T., CALS Ph., 1970. Sur une espèce nouvelle de crevette cavernicole, *Typhlatya galapagensis* Mission zoologique belge aux Iles Galapagos et en Ecuador (N. et J. LELEUP, 1964-65), II, 57-103.

PASTEELS J. M., 1968. Le système glandulaire tégumentaire des Aleocharinae (Coleoptera Staphylinidae) et son évolution chez les espèces termitophiles du genre *Termitella*. *Arch. Biol.*, **79**, 381-469.

PEMBERTON C. E., WILLARD H. F., 1918. A contribution to the Biology of Fruit-Fly parasites in Hawaii. *J. Agric. Res.*, **15**, 419-465.

PÉREZ C., 1910. Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides *Calliphora erythrocephala* MG. *Arch. Zool. exp. gén.*, série 5, **4**, 1-274.

PRATT H. S., 1900. The embryonic history of imaginal discs in *Melophagus ovinus* L., together with an account of the earlier stages in the development of the insect. *Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.*, **29**, 241-272.

RINTERKNECHT E., LEVI P., 1966. Étude au microscope électronique du cycle cuticulaire au cours du 4e stade larvaire chez *Locusta migratoria*. *Z. Zellforsch*, **72**, 390-407.

ROBERTSON C. W., 1936. The metamorphosis of *Drosophila melanogaster*, including an accurately timed account of the principal morphological changes. *J. Morph.*, **59**, 351-400.

SCHMIDT E. L., 1956. Observations on the subcuticular layer in the insect integument. *J. Morph.*, **99**, 211-231.

SILVESTRI F., 1913. Viaggio in Africa per cercare parassiti di mosche dei frutti. *Boll. Lab. Zool. gen. R. Sc. sup. Agric. di Portici*, **8**, 1-165.

SNODGRASS R. E., 1924. Anatomy and Metamorphosis of the Apple maggot, *Rhagoletis pomonella* WALSH. *J. Agric. Res.*, **28**, 1-36.

SNODGRASS R. E., 1957. A revised interpretation of the external reproductive organs of male Insects. *Smithsonian Miscell. Col.* **135** (6), 60 p.

SCHOELLER J., 1964. Recherches descriptives et expérimentales sur la céphalogenèse de *Calliphora erythrocephala* (MEIGEN), au cours des développements embryonnaire et postembryonnaire. Thèse Doct. Sc. Nat. Bordeaux, 216 p.

TATE P., 1953. Prepupal moult in the Blow Fly (*Calliphora erythrocephala*). *Nature*, **171**, n° 4367, 341-342.

TAYLOR R. L., RICHARDS A. G., 1965. Integumentary changes during moulting of Arthropods with special reference to the subcuticle and ecdysial membrane. *J. Morph.*, **116**, 1-22.

TRAGER W., 1935. The relation of cell size to growth in insect larvae. *J. Exp, Zool.* **71**, 489-508.

TRAGER W., 1937. Cell size in relation to the growth and metamorphosis of the mosquito *Aedes aegypti*. *J. Exp. Zool.*, **76**, 467-489.

TEISSIER G., 1931. Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, **9**, 29-238.

TEISSIER G., 1936. Livre Jubilaire de M. E. R. BOUVIER, 335-342.

VAN REES J., 1889. Beiträge sur Kenntnis der Inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog.*, **3**, 1-134.

WAHL B., 1901. Uber die Entwicklung der Hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von *Eristalis* LATR. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, **70**, 171-191.

WEISMANN A., 1864. Die Nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitaria* und *Sarcophaga carnaria*. *Z. Wiss. Zool.*, **14**, 187-336.

WHITTEN J. M., 1957. The supposed pre-pupa in Cyclorrhaphous Diptera. *Quart. J. Microsc. Sc.*, **98**, 241-250.

WILLARD H. F., 1920. *Opius fletcheri* as a parasite of the Melon-fly in Hawaii. *J. Agric. Res.*, **20**, 423-438.

WOLFE L. S., 1954 *a*. The deposition of the third instar larval cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Quart. J. Microsc. Sc.*, **95**, 49-66.

WOLFE L. S., 1954 *b*. Studies on the development of the imaginal cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Quart. J. Microsc. Sc.*, **95**, 67-78.

WOLFE L. S., 1955. Further studies of the third instar larval cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Quart. J. Microsc. Sc.* **96**, 181-191.

ZANDER E., 1900. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. *Z. Wiss. Zool.*, **67**, 461-489.

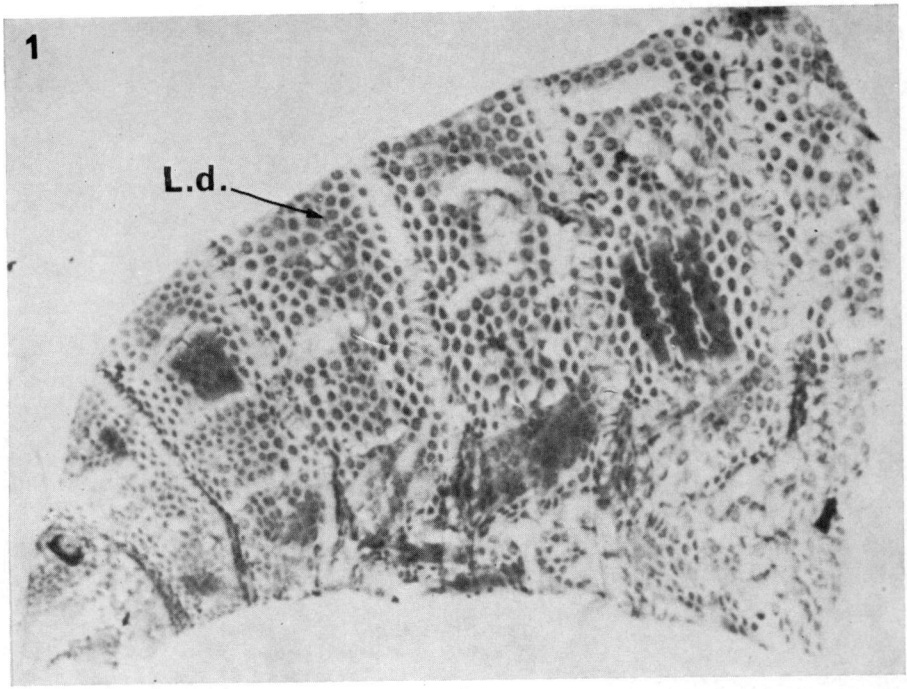
PLANCHE I

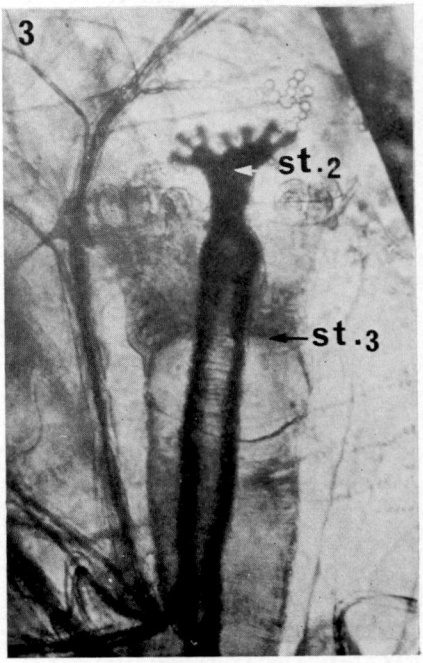
Ceratitis capitata

1. Région antérieure d'une larve terminale (vue latérale). Bleu azur A. (× 30). L. d. : cellules de la ligne de déhiscence.

2. Détail des cellules de la ligne de déhiscence de la larve terminale. Bleu azur A. (× 300).

3. Mue du stigmate antérieur de la larve II. (× 225).
st. 2 : stigmate antérieur de la larve II.
st. 3 : stigmate antérieur de la larve III.





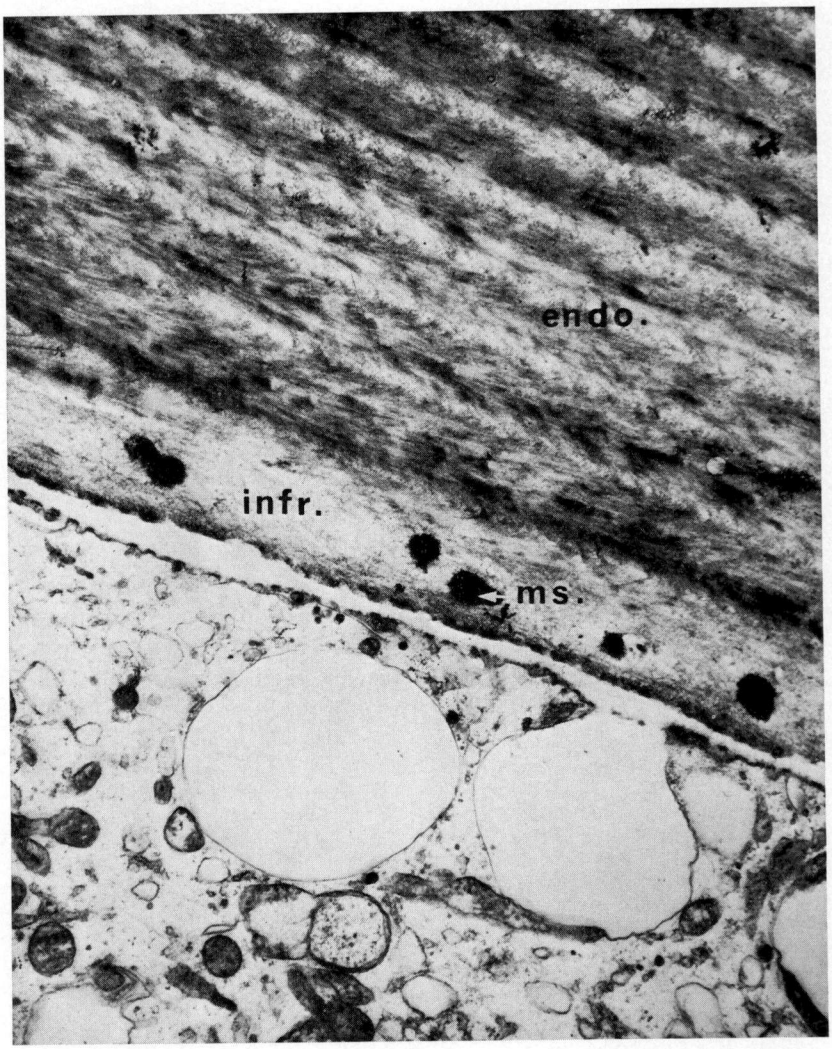
Josette CAILS-USCIATI

PLANCHE II

Ceratitis capitata

Coupe transversale du tégument d'une larve terminale âgée (× 12 000). (Tétroxyde d'osmium à 1 p. 100 ; acétate d'uranyle-plomb.)

endo. : endocuticule ; infr. : infracuticule ; ms. : matériel de stabilisation.



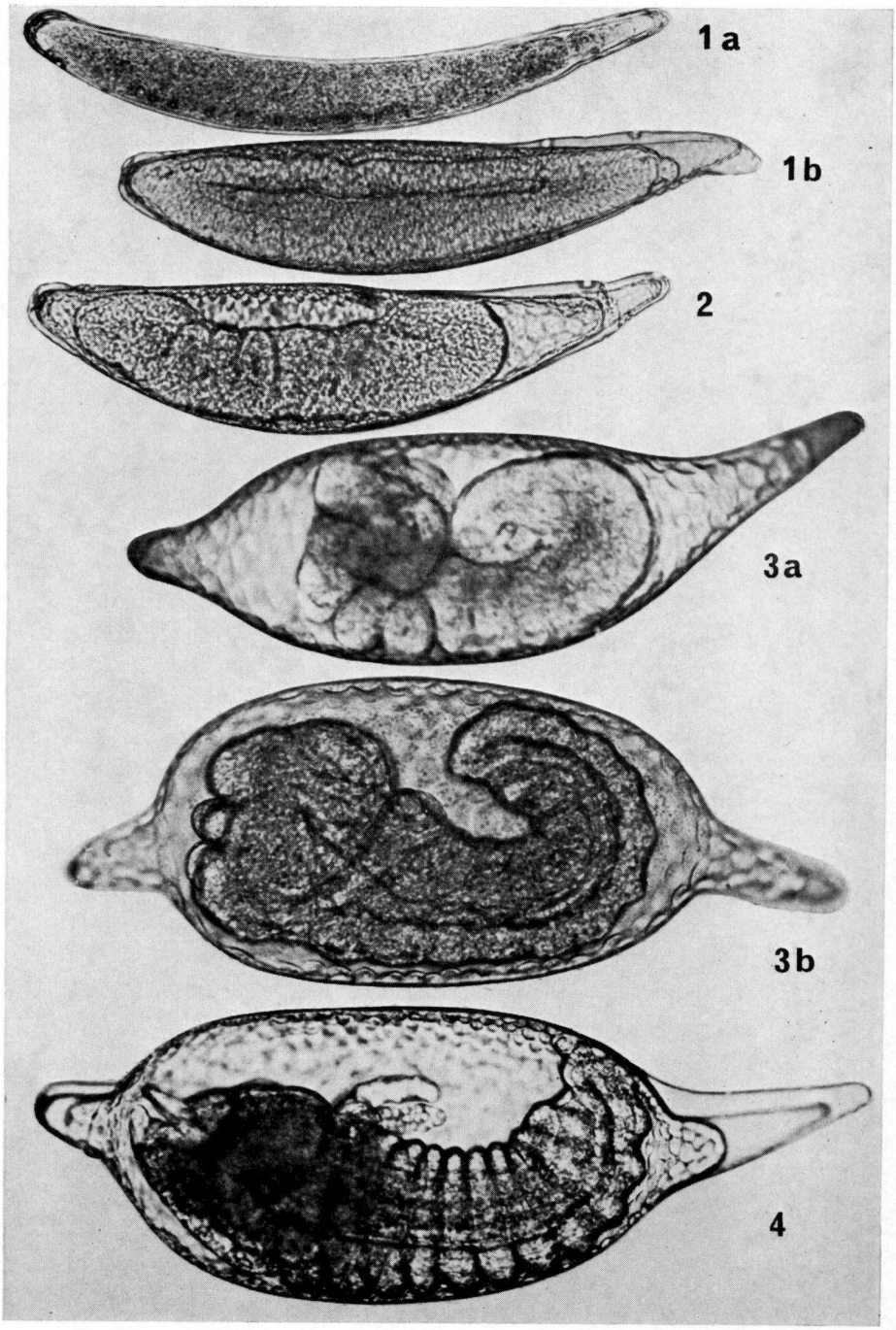
Josette CALS-USCIATI

PLANCHE III

Opius concolor

Principales phases de l'embryogenèse (× 200).

1 *a* : période de segmentation ; 1 *b* : formation du blastoderme ; 2 : phase d'allongement de la bandelette germinative ; 3 *a* : phase de la métamérisation ; changement de forme de l'œuf ; 3 *b* : phase de redressement de l'embryon ; apparition des expansions pronotales ; 4 : œuf contenant une larve primaire dont la constitution est achevée ; noter la courbure de l'abdomen vers la face dorsale.



Josette CALS-USCIATI

PLANCHE IV

Opius concolor

Évolution des structures cuticulaires larvaires
(KOH, noir chlorazol)

Fig. A. — Larve primaire (vue dorsale).

a : anus ; exp. : expansions pronotales ; md. : mandibules ; p. lb. : papilles labiales ; p. mx. : papilles maxillaires ; sal. : orifice salivaire ; sc. lr. : sclérite labral ; st. : stomodeum ; tt. : tentorium.

Fig. B. — Mue de la capsule céphalique d'une larve primaire (vue latérale).

L, II : larve du deuxième stade.

Fig. C. — Partie antérieure de la larve du deuxième stade (vue dorsale).

Fig. D. — Capsule céphalique de la larve du troisième stade (vue ventrale).

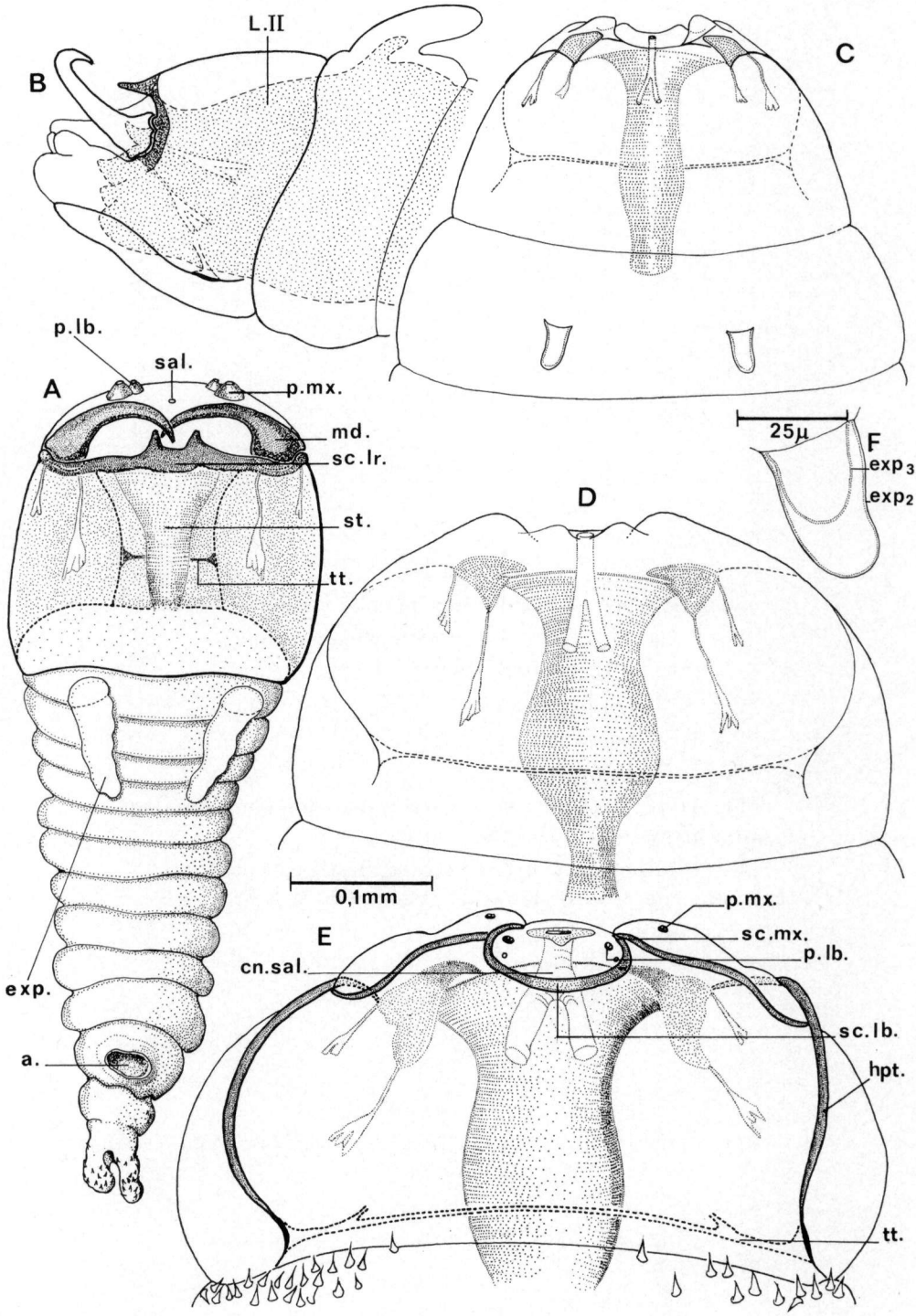
Fig. E. — Capsule céphalique de la larve terminale (vue ventrale).

hpt : hypostome ; p. lb. : palpe labial ; p. mx. : palpe maxillaire ; cn. sal. : canal salivaire ; sc. lb. : sclérite labial ; sc. mx. : sclérite maxillaire tt. : tentorium.

Les figures A, B, C, D, E sont dessinées à la même échelle.

Fig. F. — Apolysis de la larve II (détail de l'expansion pronotale).

exp. 2 : expansion pronotale de la L, II ; exp. 3 : expansion pronotale de la L, III.



Josette CALS-USCIATI

PLANCHE V

Opius concolor

Évolution anatomique des trois premiers stades larvaires

(Fig. A, B, C, D, E : hématoxyline-phloxine ;
Fig. F : KOH, noir chlorazol)

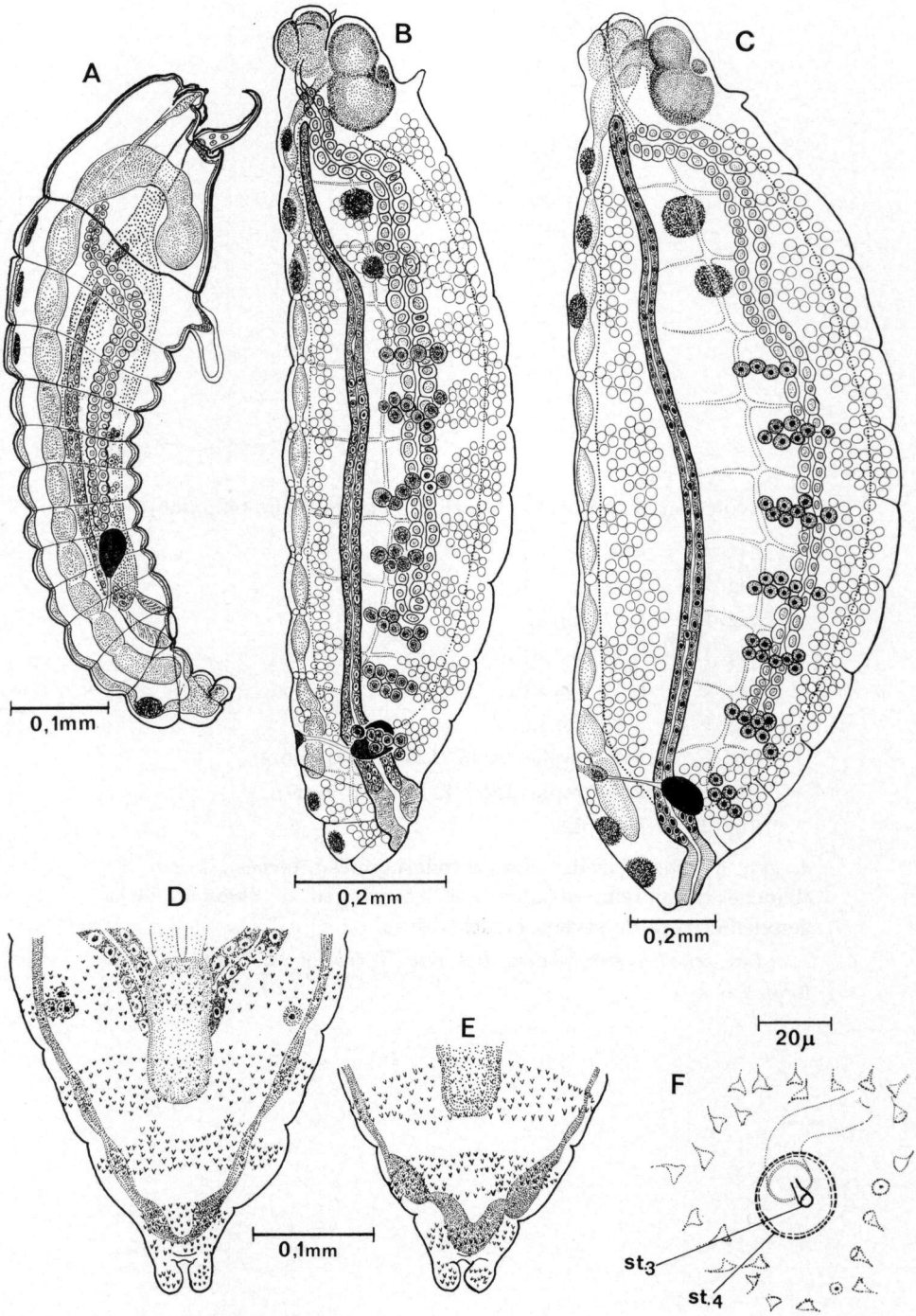
Fig. A. — Larve primaire ;

Fig. B. — Larve II ;

Fig. C. — Larve III ;

Fig. D, E. — Détails de la partie postérieure d'une larve primaire en apolysis (D : mâle ; E : femelle) ;

Fig. F : Apolysis de la larve III (détail stigmatique).
st 3 : stigmate de la L III : st 4 : stigmate de la L IV.



Josette CALS-USCIATI

PLANCHE VI

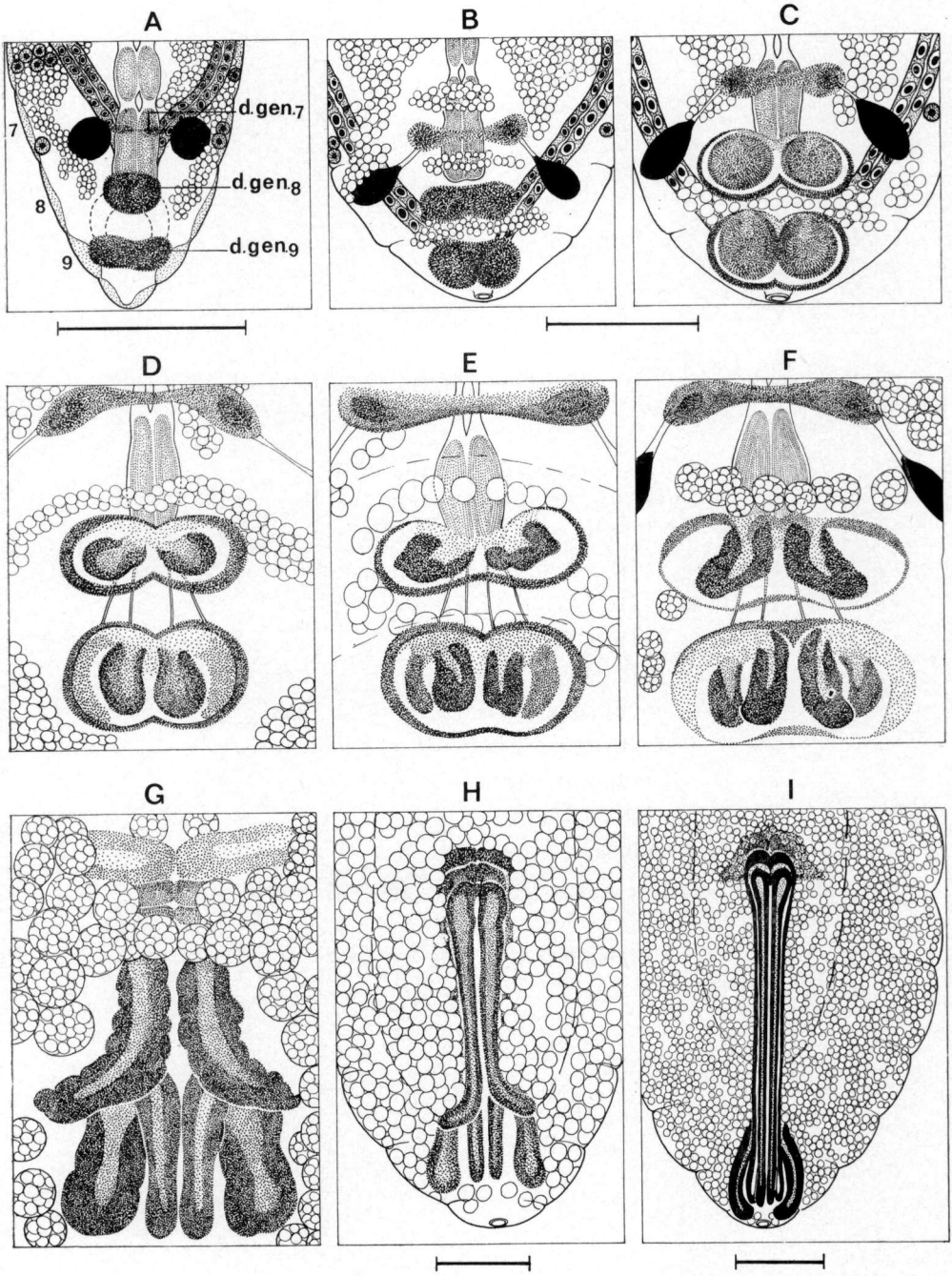
Opius concolor

Évolution des génitalias femelles (hématoxyline-phloxine)

Fig. A. — L, II ;
Fig. B. — L, III ;
Fig. C. — L, IV (oh) ;
Fig. D. — L, IV (12 h) ;
Fig. E. — L, IV (24 h) ;
Fig. F. — L, IV (48 h) ;
Fig. G. — Prénymphe jeune (L, IV de 4 jours) ;
Fig. H. — Prénymphe âgée (L, IV de 6 jours) ;
Fig. I. — Nymphe.

d. gen. 7 : ébauches des voies ectodermiques internes ; d. gen. 8 : ébauches de la première paire de stylets ; d. gen. 9 : ébauches de la deuxième paire de stylets et des valves.

Les échelles représentent 0,2 mm. L'échelle est commune aux figures B à G.



Josette CALS-USCIATI

PLANCHE VII

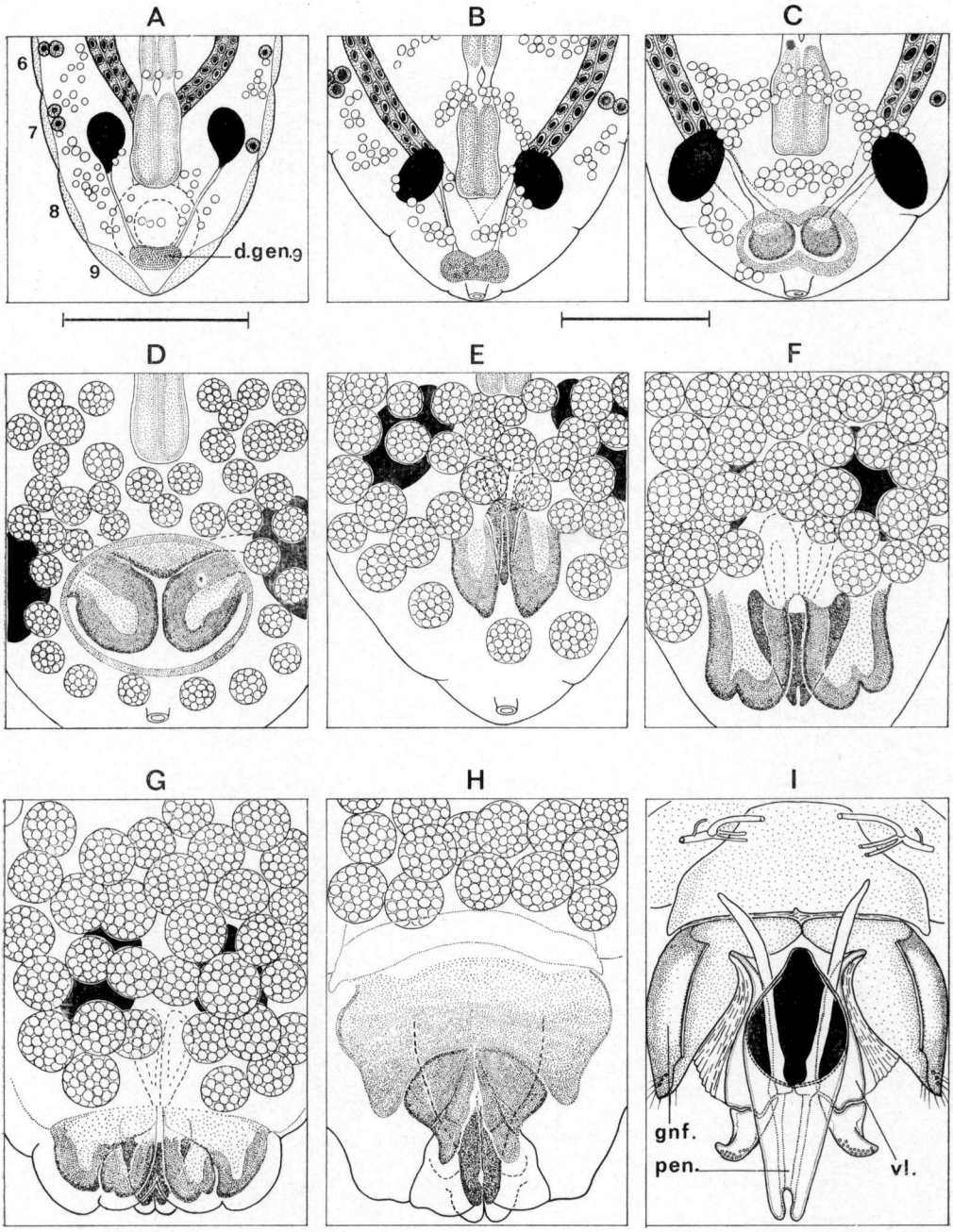
Opius concolor

Évolution des génitalias mâles
(hématoxyline-phloxine (Fig. A à H) ;
KOH, noir chlorazol (Fig. I)

Fig. A. — L, II ;
Fig. B. — L, III ;
Fig. C. — L, IV (0 h) ;
Fig. D. — L, IV (36 h) ;
Fig. E. — Prénymphe jeune (L, IV de 4 jours) ;
Fig. F. — Prénymphe âgée (L, IV de 5 jours) ;
Fig. G. — Nymphe jeune ;
Fig. H. — Nymphe âgée ;
Fig. I. — Adulte.

d. gen. 9 : ébauches génitales mâles ; gnf. : gonoforceps ;
pen. : pénis ; vl. : volselles.

Les échelles représentent 0,2 mm. Les figures B à I sont toutes à la même échelle.



Josette CALS-USCIATI

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 483-495.

ESSAI D'INTERPRÉTATION DU MODE D'ACTION DE LA VAPEUR D'EAU ET DE LA TEMPÉRATURE SUR UN RÉCEPTEUR D'INSECTE

J.-M. PINET et J. BERNARD

Laboratoire de Zoologie-Écologie, I. N. R A.,
16, rue Claude-Bernard,
75 - Paris, 5e

Laboratoire de Physiologie animale,
Faculté des Sciences,
35 - Rennes-Beaulieu

RÉSUMÉ

Des stimuli mécaniques modifient la fréquence de base de la sensille trineuronique des stylets de *Rhodnius* ou de *Triatoma*. Des variations de l'humidité de l'air donnent le même résultat ; étant donné la localisation de ces récepteurs et leur rôle dans la recherche des vaisseaux sanguins, il est difficile de les considérer comme des hygrorécepteurs. L'air humide doit provoquer une déformation de la cuticule du stylet, ce qui permet d'expliquer la réponse de ce récepteur à deux types de stimuli. Le calcul révèle en effet que la réponse du récepteur est proportionnelle à l'énergie thermodynamique de l'air stimulant (enthalpie).

Les stylets mandibulaires et maxillaires des Réduvides hématophages sont équipés de sensilles dont la structure et le mode de fonctionnement ont fait l'objet de plusieurs publications (PINET *et al.*, 1969 ; BERNARD *et al.*, 1970 ; PINET, 1970). Ces études ont permis de déterminer les stimuli adéquats pour les récepteurs des stylets.

La soie mandibulaire est pourvue de deux sensilles, comprenant l'une quatre, l'autre cinq cellules bipolaires, mais seules les dendrites de cinq cellules (respectivement deux et trois) s'étendent jusqu'à l'extrémité du stylet. Ce sont uniquement des stimuli mécaniques qui modifient le rythme de base de ces récepteurs, et il est vraisemblable que l'insecte en retire des informations sur la position de ses stylets, dont la pointe pénètre seule dans le tégument de l'hôte.

La soie maxillaire est innervée par une sensille constituée de trois neurones bipolaires, dont les dendrites vont à l'extrémité de la soie. Les enregistrements électrophysiologiques, réalisés sur le nerf sensitif, permettent d'observer trois unités G, M, P, lesquelles se différencient facilement par l'amplitude de potentiel d'action qui est respectivement 500, 200 et 100 microvolts. Aucun des stimuli chimiques utilisés ne modifie la fréquence de l'une quelconque de ces unités. Au contraire des stimulations mécaniques, appliquées à la pointe du stylet, entraînent une modification de leur réponse.

Nous avons montré (PINET, 1970) comment ces stimuli (tractions ou poussées sur le stylet, variations de la courbure de l'apex) pouvaient permettre à *Rhodnius* ou *Triatoma* de localiser les vaisseaux sanguins dans le derme de l'hôte. Il semble donc que ces unités G, M et P correspondent à des mécanorécepteurs.

Or, nous avons observé au cours de nos expériences que G et M répondent en outre à des stimulations par de l'air humide ou sec, soufflé sur l'extrémité du stylet. Cette réponse n'est pas le fait du déplacement de l'air. En effet dans certaines expériences nous soufflons constamment un jet d'air sec sur l'extrémité du stylet et lorsque nous humidifions cet air, il y a accélération de l'unité G. Réciproquement, si nous soufflons d'une manière continue de l'air humide, lorsque ce dernier est remplacé par de l'air sec, la fréquence de l'unité M augmente. Ce sont donc bien les variations de la qualité de l'air soufflé qui déterminent la réponse. De même cette dernière n'est pas modifiée lorsque la direction du courant d'air varie.

Ces expériences suggéreraient que les unités G et M correspondent à des hydrorécepteurs. Or, les stylets maxillaires des Hémiptères sont presque toujours en contact avec un liquide : salive d'une part ou sang et contenu cellulaire du derme d'autre part. Ils ne sont exposés à l'air libre que pendant le court instant qui précède immédiatement l'application du rostre sur la peau et l'enfoncement des stylets. Il existe certainement un gradient d'humidité au voisinage de la peau mais on voit mal quel serait le rôle d'hygrorécepteurs pendant cette phase très brève.

Si nous cherchons à rapporter la réponse du récepteur G, soit à l'humidité relative, soit à l'humidité absolue ou encore à la température de l'air stimulant, nous n'obtenons pas de relation simple. Nous avons alors cherché à mettre en corrélation la réponse de ce récepteur avec un paramètre intégrant les variations simultanées de ces trois variables. Nous avons choisi l'enthalphie de l'air humide stimulant, pour des raisons que nous exposerons plus loin. Ce paramètre thermodynamique permet d'évaluer les variations énergétiques d'un mélange d'air et de vapeur d'eau, en fonction de la température et de la concentration du mélange. Dans ce cas, nous avons trouvé une relation logarithmique entre l'énergie du stimulus et la réponse du récepteur G.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La technique d'enregistrement et l'appareillage utilisé pour obtenir de l'air humide à différentes concentrations sont décrits en détail dans la publication de BERNARD *et al.*, (1970). Rappelons simplement que les enregistrements électrophysiologiques sont effectués à l'aide d'une électrode active disposée sur le nerf sensitif qui contient uniquement les trois axones des cellules sensorielles maxillaires.

RÉSULTATS

Nous ne rapporterons ici que les données concernant le récepteur G, car pour des raisons encore mal précisées le récepteur M répond d'une manière plus difficilement reproductible à des stimulations d'air sec. La longueur du stylet sortant en avant du rostre et soumise au stimulus est variable à chaque dissection ; il en est de même de la quantité de Ringer retenue dans l'extrémité libre du stylet creusé en gouttière. Il est possible que ces deux facteurs affectent d'une manière sensible le fonctionnement du récepteur M.

Dans une première série expérimentale dont l'analyse partielle est donnée dans le travail de PINET (1970), le récepteur G est stimulé par des jets d'air dont l'humidité relative est variable. La durée de chaque stimulation est de 3 secondes, et pour une température donnée nos répétitions vont toujours, d'une manière cyclique, de l'air le plus humide à l'air le plus sec. La gamme de température réalisée s'étend de 14-16° à 36°.

TABLEAU I

Première série expérimentale

Température de l'air stimulant, teneur en vapeur d'eau, enthalpie du stimulus et la réponse du récepteur, ici le nombre total d'impulsions au temps t_2 = 500 millisecondes

Températ. en °C	Nbre de g d'eau en g/m³	Enthalpie en cal H	Réponse R du récepteur G à 500 ms	Températ. en °C	Nbre de g d'eau en g/m³	Enthalpie en cal H	Réponse R du récepteur G à 500 ms
14	12	9,4	13	16	15	10,7	22
	6	6,3	11		8	7,4	13
	2,0	4,3	8		3	5,1	3
	0,0	3,4	7		0	3,8	9
20	17,2	13,6	34	22	19,5	15,4	43
	15,4	12,7	38		10,0	10,3	32
	13,0	11,4	40		6,0	8,2	25
	9,0	9,4	33		0,0	5,3	28
	0,0	4,8	30		—	—	—
28	27,0	21,4	92	36	42,0	32,4	94
	25,0	20,3	87		38,0	31,1	98
	22,0	18,5	78		35,0	28,0	123
	16	15,2	81		29,0	24,6	97
	0,0	6,6	44		0,0	8,5	29

Dans une deuxième série expérimentale nous avons fait varier l'humidité relative selon une progression arithmétique : 0 p. 100, 25 p. 100, 50 p. 100, 75 p. 100, 100 p. 100 et ce, pour trois zones de température 20-22°, 31-33°, 39-42°. Pour une température donnée, nous répétons 4 fois la même humidité relative, mais nous tirons au sort

l'ordre des expériences, afin d'éliminer l'influence éventuelle de la stimulation antérieure. Nous avons réduit la durée d'application du stimulus à 2 secondes, car nous avons constaté que ce temps suffit pour atteindre la phase d'adaptation du récepteur, et nous laissons s'écouler une minute entre chaque répétition.

Ces expériences nous ont fourni respectivement les 27 mesures du tableau 1 et les 15 données du tableau 2, chaque valeur étant la moyenne de 4 mesures.

TABLEAU 2

Deuxième série expérimentale

Mêmes paramètres que ceux définis dans le tableau 1

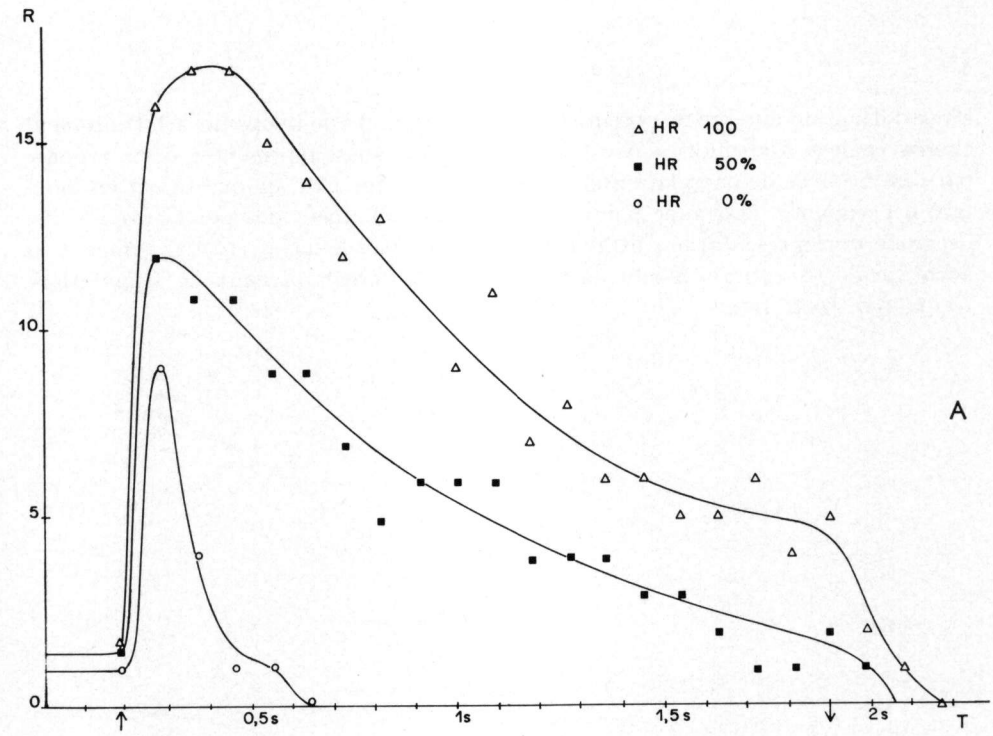
Température en °C	Nombre de g d'eau en g/m³	Enthalpie H, en calories	Réponse R du récepteur G à 500 ms	Humidité relative (%)
31-33°	0	7,60	10	0
	8,01	12,1	27	25
	16,02	16,8	53	50
	24,03	21,50	68	75
	32,04	26,4	78	100
39-42°	0	9,2	14	0
	12,25	16,56	34	25
	25,5	23,88	60	50
	37,75	31,48	77	75
	51,0	39,37	87	100
20-22°	0	5,3	6	0
	4,57	7,32	7	25
	9,15	9,67	5	50
	13,72	12,06	12	75
	18,3	14,48	26	100

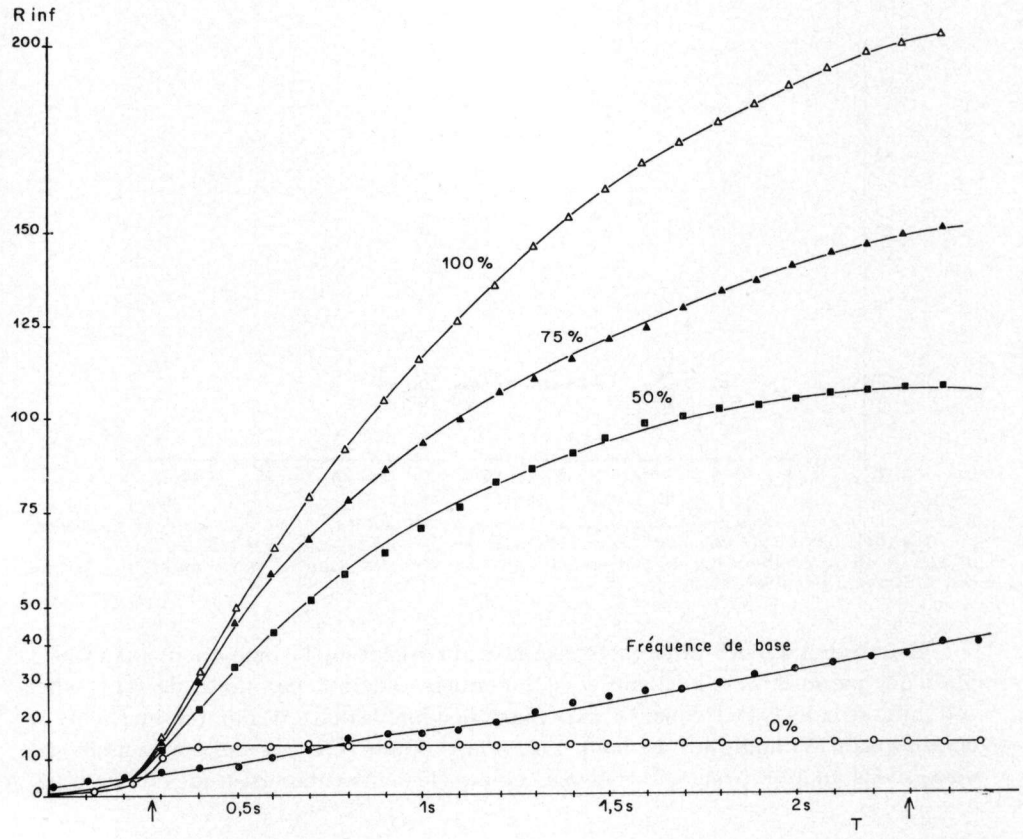
Dans tous les cas, lorsque nous stimulons la pointe du stylet avec de l'air humide, le récepteur G a une réponse de type phasico-tonique tout à fait classique. Rappelons qu'un récepteur qui répond seulement aux variations d'intensité du stimulus est appelé récepteur phasique. Au contraire un récepteur tonique conserve un rythme de réponse plus ou moins constant pendant toute la durée d'application du stimulus. En règle générale les récepteurs sont de type phasico-tonique. Ils répondent d'abord par une brusque bouffée de potentiels d'action à l'établissement du stimulus, puis leur fréquence diminue rapidement pour se stabiliser à un niveau variable dépendant de l'intensité initiale du stimulus. La figure 1 A représente, pour le récepteur G,

FIG. 1.

A. — *Variation de la fréquence* (R) *de l'unité G sous l'influence de stimulations par de l'air soufflé à une température de 31° et dont l'humidité relative* (HR) est *variable.* Nous avons seulement tracé les courbes pour 3 valeurs d'humidité.

B. — *Courbes de cumulation des événements des expériences précédentes.* L'ordonnée de chaque point s'obtient par sommation des ordonnées antérieures.
R. inf. : fréquence des potentiels d'action ; T : temps en seconde.


R
15
10
5
0
△ HR 100
■ HR 50%
○ HR 0%
A
0,5s
1s
1,5s
2s
T


R inf
200
150
125
100
75
50
40
30
20
10
0
100%
75%
50%
Fréquence de base
0%
0,5s
1s
1,5s
2s
T

les variations du nombre de potentiels d'action par unité de temps (ici arbitrairement choisie égale à 100 millisecondes). Nous pouvons aussi représenter cette réponse par une « courbe de cumulation des événements » (fig. 1 B), qu'on obtient en ajoutant à l'ordonnée de chaque point la somme des ordonnées des points précédents. Ce mode de représentation, utilisée par exemple par KELLOG (1970) permet dans notre cas des comparaisons plus faciles entre les différents niveaux de stimulation: 100 p. 100, 50 p. 100...

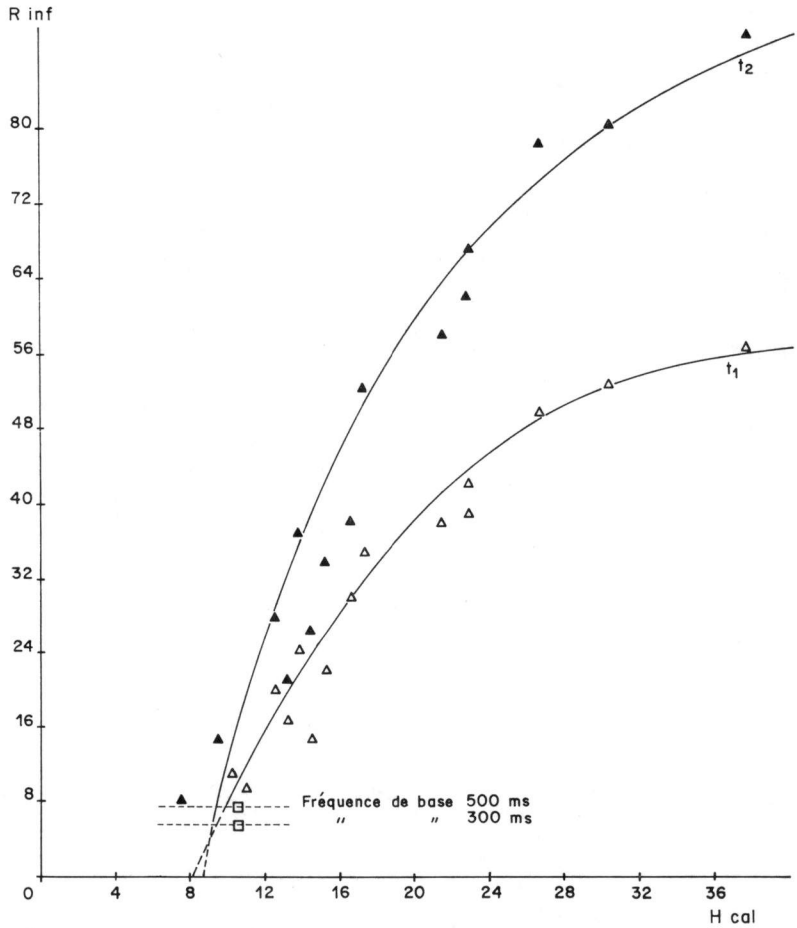


FIG. 2. — *Courbes de réponse du récepteur G au temps t_1 = 300 ms et t_2 = 500 ms établies en fonction de l'enthalpie* (H) *de l'air stimulant.* Les données pour 500 ms sont prises dans le tableau 2.
Ici R est le nombre total de potentiels d'action au bout des temps t_1 = 300 ms ou t_2 = 500 ms ($Rt_2 = Rt_1 + n$ potentiels d'action).

Pour comparer les différentes réponses du récepteur G, nous pouvons utiliser plusieurs paramètres : le nombre de potentiels d'action par unité de temps (ici 100 millisecondes), la fréquence maximum pendant la phase de montée, ou encore le nombre total d'impulsions au bout d'un temps donné. C'est ce dernier facteur que nous avons adopté. Nous avons choisi comme éléments caractéristiques d'une répé-

tition (par exemple 75 p. 100 à 31°) le nombre de potentiels d'action R au bout du temps $t_1 = 300$ millisecondes (maximum de la réponse phasique), ou $t_2 = 500$ millisecondes (début de la phase de descente).

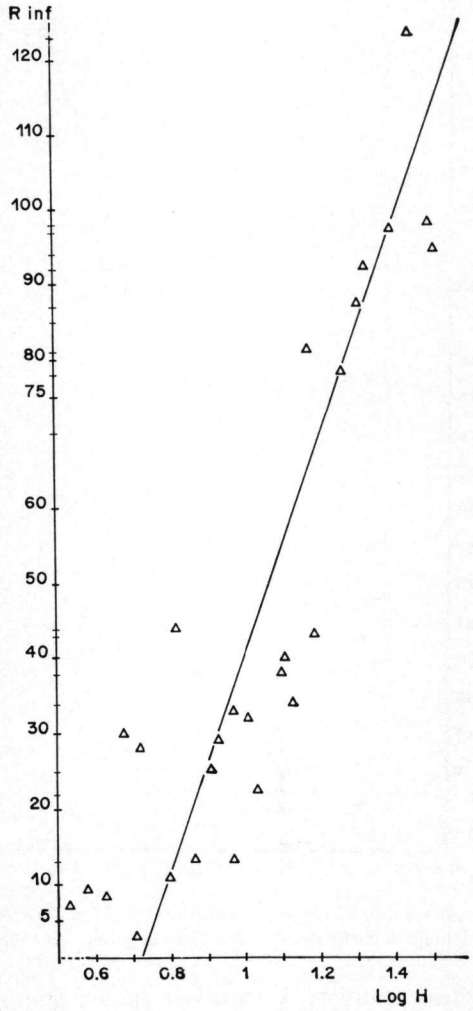


FIG. 3. — *Courbes du récepteur G en fonction du logarithme de l'enthalpie*
A. Établie à partir des données expérimentales du tableau 1

Si nous rapportons ces valeurs de R pour les deux séries expérimentales à l'enthalpie (1) de l'air humide stimulant nous obtenons des courbes du type de celles de la figure 2. Une transformation logarithmique en abscisse nous donne alors les courbes figure 3. Apparemment les points se disposent sur une droite ce qui montre-

(1) Cette expression désigne en fait la variation d'enthalpie entre une température arbitraire de référence et la température expérimentale.

rait qu'il y a une relation logarithmique entre la réponse R du récepteur G et l'enthalpie H du stimulus. Pour confirmer cette relation nous avons alors testé la linéarité des courbes 3 A et B (1).

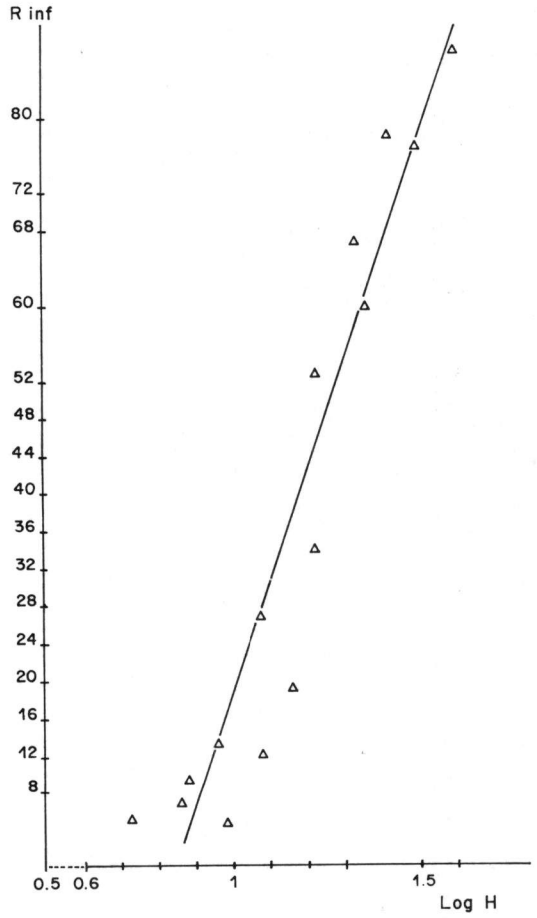


FIG. 3. — *Courbes du récepteur G en fonction du logarithme de l'enthalpie.*
B. Établie à partir des données expérimentales du tableau 2

La méthode utilisée consiste à supposer qu'un polynôme d'ajustement du 3e degré permet de tracer une courbe passant par les points expérimentaux, puis à montrer que la variance des termes en x^2 et x^3 est négligeable devant la variance due aux termes en x.

Les calculs nous ont donné pour :

	F expérimental	*F* (5 %) *lu dans la table*	*Signification*
$n = 27$	1,021	3,43	**
$n = 15$	2,010	3,38	**

(1) Nous remercions vivement M. LEFORT, professeur de Mathématiques à l'Institut national agronomique qui a bien voulu s'intéresser à notre problème, et nous a indiqué une méthode appropriée.

Ces résultats permettent d'accepter l'hypothèse de linéarité. Nous avons donc démontré qu'il y a une régression linéaire entre la fréquence des influx du récepteur G et le logarithme de l'enthalpie de l'air stimulant.

Ce récepteur peut donc être classé parmi ceux où une relation logarithmique a pu être démontrée entre l'intensité du stimulus et la fréquence des influx.

D'après GRANIT (1967) les exemples sont nombreux, depuis les photorécepteurs de la limule (HARTLINE et GRAHAM, 1932) jusqu'aux récepteurs aux solutions salines de *Phormia* (GILLARY, 1966). Néanmoins ce mode de réponse n'est pas le seul connu.

DISCUSSION

Les résultats précédents montrent l'importance du stimulus air humide dans l'excitation du récepteur G. Nous rappelons que nous le considérons comme un mécanorécepteur, car il semble vraisemblable que, dans la vie normale du *Triatoma* la fonction hygroréceptrice des stylets soit purement accidentelle, voire inexistante, leur principal rôle étant de découvrir les vaisseaux sanguins dans le derme de l'hôte. Nous pensons toutefois que nos données peuvent contribuer à la compréhension du fonctionnement d'un hygrorécepteur, le stylet nous servant ici comme d'un modèle expérimental.

Dans nos expériences avec l'air humide, ce récepteur coderait non pas des variations de concentration de vapeur d'eau, ni des variations de température, mais certains effets sur le stylet résultant de l'action combinée de ces facteurs.

L'air humide est un mélange d'air et de vapeur d'eau et constitue un stimulus complexe. La teneur en vapeur d'eau qui se mesure en gramme par m^3 définit l'humidité absolue. La pression partielle de cette vapeur dans le mélange est reliée à l'humidité relative. Enfin l'air stimulant est toujours à une certaine température. Nous avons donc 3 paramètres physiques élémentaires (fig. 5) :

— la teneur en vapeur d'eau ;
— la pression partielle de cette vapeur ;
— sa température.

Or, il faut remarquer que l'étude indépendante d'un seul de ces paramètres est impossible. Par exemple, si nous voulons étudier la réponse du récepteur à la teneur en vapeur d'eau, en gardant l'humidité relative constante nous ne pouvons le faire qu'en modifiant la température. Mais à une autre température, l'humidité relative sera différente pour la même quantité d'eau.

Ainsi 10 g de vapeur d'eau par m^3 à 20° correspondent à une humidité relative de 70 p. 100, alors que celle-ci n'est plus que de 20 p. 100 pour une température de 30°.

De la même manière, si nous rapportons la réponse de G au nombre de grammes d'eau dans le stimulus, nous constatons que pour un même nombre de grammes d'eau la réponse augmente avec la température (BERNARD *et al.*, *op. cit.*). Le même résultat se retrouve pour l'humidité relative.

Nous pensons donc que dans ce cas particulier il est logique d'étudier la réponse du récepteur en fonction d'un paramètre intégrant les variations simultanées des trois

composants élémentaires (teneur en vapeur d'eau, pression partielle, température).

Parmi les fonctions thermodynamiques qui servent à décrire l'état d'un mélange de gaz l'enthalpie libre est la seule qui prenne en compte la température, la pression et les fractions molaires des constituants dans le mélange. Dans les tables de constantes, elle est souvent nommée chaleur totale.

L'enthalpie, qui s'exprime en calories, représente l'énergie qu'il a été nécessaire de fournir au système pour l'amener à son état final (par exemple pour obtenir 30 grammes d'eau à l'état de vapeur à 35°). Cette énergie est donc potentielle dans le stimulus. Un récepteur dont la structure serait telle qu'il puisse absorber cette énergie donnerait une réponse dont les variations seraient parallèles à celles du système stimulant.

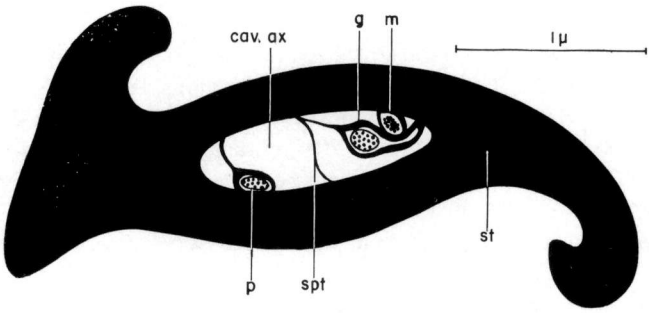


FIG. 4. — *Coupe transversale de l'extrémité du stylet maxillaire droit montrant les dendrites de la sensille trineuronique, et leurs points d'ancrage sur la cuticule*

cav. ax., cavité axiale. *g*, *m*, *p*, dendrites correspondants aux potentiels d'action G = 500 microvolts, M = 200 µV, P = 100 µV. spt, septum. st, cuticule du stylet.

Le récepteur G paraît être de ce type. Les études de comportement et les expériences publiées par PINET *et al.* (1969) indiquent qu'il s'agit d'un mécanorécepteur. Mais il réagit aussi à l'air humide et cette réaction s'expliquerait par le fait que le stimulus adéquat n'est pas la vapeur d'eau, mais l'énergie potentielle de cette vapeur, qui provoquerait une déformation des couches cuticulaires externes du stylet. Cette déformation serait alors transmise aux dendrites contenues dans le stylet (fig. 4). Que cette modification soit produite par un contact direct avec un substrat ou par de l'air humide, nous aurions une réponse identique du récepteur lorsque les quantités d'énergie fournies sont égales. La figure 5 schématise ce fonctionnement. Une telle hypothèse nous permet d'approcher le mécanisme intime du fonctionnement d'un hygrorécepteur.

Il faut faire remarquer que le modèle proposé ne rend en compte que l'énergie globale du stimulus et la réponse enregistrée sur le nerf sensitif. Or les variations du facteur température du stimulus changent la température de la pointe du stylet et donc de la dendrite sous-jacente. La sensibilité de la dendrite n'est-elle pas alors modifiée ? Des expériences préliminaires ont effectivement mis en évidence une différence de réponse aux hautes et aux basses températures. Il serait donc possible de formuler une seconde hypothèse. Le récepteur coderait la déformation due à la quantité de vapeur d'eau contenue dans le stimulus (humidité absolue), cependant que la sensibilité de la dendrite serait modifiée par la température, d'où une réponse différente.

Quelle est l'importance relative de l'une ou l'autre de ces hypothèses ? Il est difficile de le savoir. Néanmoins les stylets maxillaires des Réduvides sont utilisés pour rechercher des vaisseaux sanguins de mammifères à 35-38° : leurs récepteurs se trouvent donc soumis, dans des conditions normales d'utilisation à des variations

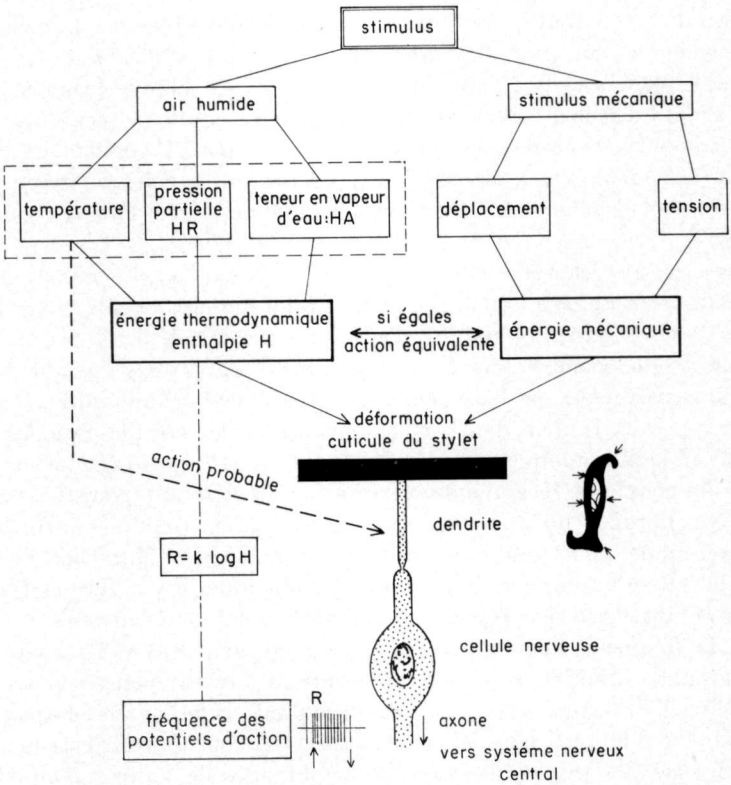


FIG. 5. — *Schéma comparant l'action de l'air humide à celle d'un stimulus mécanique*

L'intensité de celui-ci (ou énergie mécanique) est la résultante d'un déplacement et d'une tension et produit une déformation de la cuticule. On peut évaluer l'énergie thermodynamique liée aux valeurs des trois composants élémentaires du stimulus air humide, en calculant l'enthalpie du mélange. La relation entre la réponse et la fréquence des potentiels d'action est logarithmique ($R = k \log H$) suppose que, si les intensités des énergies mécaniques et thermodynamiques sont égales, leur action est identique : elles donnent une même déformation de la cuticule et donc une réponse semblable du récepteur.

importantes de température. Il est vraisemblable que la réponse observée est la sommation d'au moins deux phénomènes élémentaires : une déformation particulière de la cuticule du stylet qui entraîne la stimulation de l'unité G, cette réponse étant en même temps affectée d'un coefficient de température. L'importance relative de ces deux phénomènes est à préciser et nous en avons actuellement entrepris l'étude.

Application de ces résultats aux autres hygrorécepteurs connus

La localisation, la structure et le mode de fonctionnement des hygrorécepteurs sont actuellement peu connus. Le travail déjà ancien, mais très complet de SYRJAMAKAI (1962) expose les possibilités théoriques de fonctionnement de tels organes

des sens. Un hygrorécepteur peut être considéré comme un chimiorécepteur, ou bien il peut posséder des structures particulières hygroscopiques, ou encore être sensible à la différence de température produite par des phénomènes d'évaporation.

Une remarque intéressante concerne l'existence possible de deux types de récepteurs, l'un à l'air humide, l'autre à l'air sec.

Quoi qu'il en soit toutes ces hypothèses sont faites à la suite de recherches sur le comportement et sur les modifications observées après ablation d'organes divers, les antennes le plus souvent. Néanmoins pour Aziz (1957), la perception de l'humidité se ferait par les « sensilles cœloconiques » et peut-être « basiconiques ». Ismail (1962) décrit également des sensilles antennaires chez *Anopheles* comme des récepteurs probables à la vapeur d'eau. Madge (1965), Wintson et Green (1967) sur *Leucophaea*, attribuent également les réactions à l'air humide et à l'air sec à deux types de sensilles.

Lacher (1964) caractérise pour la première fois par des techniques électrophysiologiques des récepteurs à l'humidité situés sur l'antenne d'abeille, mais il ne détermine pas s'ils réagissent à l'humidité relative ou absolue. Kellog (1970) enregistre par microélectrode extracellulaire la réponse d'un récepteur de type phasico-tonique qui modifie sa fréquence de base pour des changements d'humidité relative aussi faibles que 2 p. 100. Il identifie ces récepteurs (A_1) à des sensilla basiconica.

Le travail le plus complet est celui de Waldow (1970) qui étudie sur l'antenne de *Locusta* un couple de récepteurs réagissant de manière antagoniste à l'air humide et à l'air sec. Il existe un grand nombre de caractères communs entre les cellules hygro- et xérophiles de *Locusta* et les unités G (air humide) et M (air sec) de *Triatoma*.

Pour la cellule hygrophile, à température constante, il y a une relation presque linéaire entre l'intensité de la réponse et l'humidité relative. D'autre part, à humidité constante, la fréquence augmente avec la température. Enfin, l'activité de cette cellule hygrophile diminue avec la température et l'auteur pense qu'aux alentours de 10°, même l'air saturé ne serait plus stimulant. Nous avons observé le même phénomène pour l'unité G chez *Triatoma*. Waldow conclut très justement « Si l'on considère les cellules hygrophiles comme des organes de mesure pour l'indication de l'humidité relative, par suite de leur forte dépendance à l'égard de la température la valeur de leurs indications reste équivoque. » Il en est de même pour l'humidité absolue.

Ainsi Waldow a éprouvé les mêmes difficultés que nous à déterminer le mode de fonctionnement des hygrorécepteurs de *Locusta*.

Nous pensons que les résultats que nous apportons dans ce travail pourraient s'appliquer à l'étude de tels types de cellules sensorielles. Il serait possible que les hygrorécepteurs soient une variété particulière de mécanorécepteurs, dans lesquels une disposition cuticulaire spécialisée permettrait des interactions avec les molécules d'eau. Un mélange air-vapeur d'eau à une température quelconque contient une énergie potentielle qu'il est possible d'évaluer en calculant des paramètres thermodynamiques.

Cette énergie potentielle représente à la fois la concentration en vapeur d'eau dans le mélange, et l'agitation thermique des molécules d'eau. Le récepteur coderait, non pas l'un des facteurs isolément, mais leurs effets combinés. Le stimulus adéquat serait l'énergie reçue par le dispositif de transduction primaire. Cette hypothèse nous permet de concilier les deux stimuli apparemment efficaces pour le récepteur G :

air humide et contact en supposant que leur caractère commun est l'énergie absorbée par le récepteur. Il serait intéressant de vérifier si une telle théorie s'applique à d'autres hygrorécepteurs.

Reçu pour publication en avril 1972.

SUMMARY

ATTEMPT TO EXPLAIN THE MODE OF ACTION OF HUMIDITY AND TEMPERATURE ON AN INSECT RECEPTOR

The sensory innervation of the maxillary stylet is composed of a trineuronic sensillum and the dendrites of the three bipolar cells go to the stylet apex. With electrophysiological recordings, that we get on the sensitive nerve, we can differentiate, by their action potential amplitude, three units G, M, P. There is none chemical stimulus that modify the resting frequency of any unit. On the contrary mechanical stimulations involve high frequency responses. Furthermore G and M have also very clear responses when we stimulate them with moist or dry air unhappily it is difficult to give to these units, in the biting act, a hygroreceptor function. By calculating thermodynamic energy of stimulating moist air we found a logarithmic relations between this energy (enthalpy) and the response of the receptor. The adequate stimulus seems to be a slight warping of the stylet cuticle to which the dendrites are firmly tied. Whatever the warping cause (touch or moist air action) the response of the receptor would be the same if the energies are equal. It is possible that our results could be applied to the true hygroreceptors. With the model we propose they should be held as a peculiar variety of mechanoreceptors.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AZIZ S. A., 1957. Probable hygroreceptors in the Desert locust *Schistocerca gregaria* (FORSK) Orthoptera Acrididae. *Indian J. Entomol.*, **19**, 164-170.

BERNARD J., PINET J. M. BOISTEL J., 1970. Électrophysiologie des récepteurs des stylets maxillaires de *Triatoma infestans*. Action de la température et de la teneur en eau de l'air. *J. Insect Physiol.* **16**, 2157-2180.

GILLARY H. C., 1966. Stimulation of the salt receptor of the blow-fly. II. Temperature. *J. Gen. Physiol.* **50**, 531-537.

GRANIT R., 1967. *Receptors and Sensory Perception*. Ed. Yale University Press Y. 59.

HARTLINE H. K., GRAHAM C. H., 1932. Nerve impulse from single receptors in the eye. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **1**, 277-289.

ISMAIL I. A. H., 1962. Sense organs in the antenna of *Anopheles maculipenis atroparvus* and their possible function in relation to the attraction of female mosquitoes to man. *Acta trop. Basle*, **19**, 1-57.

KELLOG F. E., 1970. Water-vapour and carbon dioxyd receptors in *Aedes aegypti* (Dipt. Culicidae). *Insect Physiol.*, **16**, 99-108.

LACHER V., 1964. Electrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Receptoren für Geruch, Köhlendioxyd, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den antennen der Arbeitsbiene und der Drohne (*Apis mellifica*). *Z. Vergl. Physiol.*, **48**, 587-623.

MADGE D. S., 1965. The responses of cotton stainers (*Dysdercus fasciatus* SIGN) to relative humidity and temperature and the location of their hygroreceptors. *Entomol. Exper. Appl.* **8**, 135-152.

PINET J.-M., 1970. Recherches sur les stylets mandibulaires et maxillaires de *Rhodnius prolixus*. Les coaptations. Les dispositifs sensoriels : ultrastructure et fonctions. *Ann. Inst. nat. agr.* Paris **6**, 1-254.

PINET J.-M., BERNARD J., BOISTEL J., 1969. Étude électrophysiologique des récepteurs des stylets chez une punaise hématophage : *Triatoma infestans*. *C. R. Soc. Biol.*, **163**, 1939-1948.

SYRJAMAKAI, 1962. Humidity perception in *Drosophila melanogaster*. *SUOM. elain jakaovit Seur van Julk* 23, 3, 1-74.

WALDOW U., 1970. Electrophysiologische Untersuchungen an Feuchte, Trocken- und Kälterezeptoren auf den Antennen der Wanderheuschrecke *Locusta* (Orth. Acrididae). *Z. Vergl. Physiol.*, **69**, 249-283.

WINSTON P. W., GREEN C. C., 1967. Humidity responses from antennae of the cockroach *Leucophaea*. *Naturwissenschaften*, **54**, 499.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 497-506.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA PHYSIOLOGIE DU JEÛNE CHEZ UN INSECTE

I. — Analyse de quelques caractères biochimiques au cours du jeûne absolu chez la chenille de *Bombyx mori* L. : existence de deux phases successives

Lucienne BAUD

Laboratoire de Biométrie, Section de Biologie générale et appliquée,
Université Claude Bernard, Lyon I,
69100 Villeurbanne (1)

RÉSUMÉ

Au cours de l'inanition, les réserves accumulées au début de l'intermue permettent aux chenilles de *Bombyx mori* L. de s'adapter au jeûne. Parmi les réserves, ce sont le glycogène et les lipides qui sont consommés en majorité, alors que la teneur en eau augmente dangereusement avec la durée du jeûne ; les protides sont peu utilisés.

L'allométrie de consommation des matières de réserves des larves et celle de la teneur en eau des excreta nous a permis de mettre en évidence *l'existence de deux phases dans la physiologie du jeûne* ; pendant la première phase s'établit un état d'équilibre entre les dégradations et les restaurations, alors que la deuxième phase se caractérise par un état d'irréversibilité, mais on ne peut attribuer cet état et la mort qui en résulte à l'épuisement de telle ou telle substance, ni à un déséquilibre métabolique déterminé.

INTRODUCTION

L'inanition a été utilisée depuis fort longtemps par les chercheurs comme procédé d'investigation.

En effet c'est dès 1856 que Cornalia adopte cette méthode d'expérimentation. Ensuite, Balli (1938), et Bounhiol (1938) reprennent ce schéma expérimental également sur *Bombyx mori* L., afin de préciser les relations entre l'alimentation et la mue nymphale. Legay (1951) étend le concept d'alimentation obligatoire et facultative aux cinq intermues successifs chez le Ver à soie. Allégret (1956) emploie, lui aussi, le jeûne absolu, dans l'analyse du rôle de l'alimentation sur la production de

(1) Adresse actuelle : Station de Recherches Cytopathologiques, I. N. R. A., 30380 Saint-Christol les Alès.

soie chez *Galleria mellonella* L. et *Bombyx mori* L. Pour modifier le comportement de la prise de nourriture LEGAY (1955) soumet les chenilles de *Bombyx mori* L. à l'inanition.

Les effets immédiats de ce traitement ont donc fait l'objet de nombreux travaux à la suite desquels ont été étudiées les répercussions sur la reproduction (BUXTON 1930 ; CRAGG, 1923 ; WOKE, 1937 ; HADDOW, 1941 ; GRISON, 1948-1957 ; GRISON et LE BERRE, 1953 ; BAUD, 1955).

Par ailleurs, l'état de jeûne s'accompagne de toute une série de modifications physiologiques qui s'observent soit au niveau cellulaire, soit au niveau des mécanismes biochimiques. Un grand nombre d'auteurs ont porté leur attention sur les modifications physico-chimiques imputables au régime de sous-alimentation.

Parmi les constituants corporels, l'eau tient certainement une place très importante (BÉNÉZECH, 1969). La teneur de ce constituant au cours de l'inanition augmente chez certains insectes tels que *Tenebrio molitor* (LECLERCQ, 1949), *Tribolium* (CHAUDHARY *et al.*, 1964), *Bombyx mori* (BAUD *et al.*, 1966), ou n'accuse que de très légères variations : c'est le cas de *Phormia regina* (LAFON, 1941), de *Popillia japonica* (LUDVIG et WUGMEISTER, 1953), de *Chortophaga viridifasciata* (LUDWIG, 1950 *a* et *b*).

En ce qui concerne les glucides, réserves facilement métabolisables, tous les auteurs notent une consommation importante des sucres et du glycogène par les animaux soumis au jeûne absolu. A titre d'exemple, nous pouvons citer les travaux de MELLANBY (1932), de LAFON (1941), de LECLERCQ (1949), de LUDWIG et ROSTHEIN (1949), de NEWTON (1954), de DUCHÂTEAU et FLORKIN (1959) et de BAUD (1967).

A la suite de l'épuisement du stock glucidique, les insectes soumis à l'inanition consomment une quantité de lipides assez élevée ; néanmoins, l'on constate que la mort intervient alors que la teneur en matières grasses est relativement importante (NIEMERKO *et al.*, 1950 ; HELLER, 1926).

Quant aux protides, ce sont des constituants qui subissent de faibles variations au cours du jeûne, excepté toutefois chez quelques animaux tels que : *Dytiscus*, *Deilephila*, *Melolontha* et *Geotrupes* où la consommation des protéines peut atteindre un taux de 41 p. 100.

Ainsi, les modifications biochimiques ont fait l'objet de travaux importants ; par contre, peu d'auteurs se sont spécifiquement intéressés à l'aspect global des modifications entraînées par le jeûne sur les Invertébrés, la première cause évidente de la perte de poids étant due par ailleurs à l'excrétion.

L'excrétion azotée, en raison de son importance, a particulièrement été bien étudiée (FARKAS, 1903, chez *Bombyx mori* L. ; BROWN, 1937, chez *Melanoplus* : HOLLANDE *et al.*, 1926, chez *Tineola* ; RAZET, 1961 ; STADDON, 1955, chez *Sialis lutaria*).

A la suite des travaux que nous venons d'énumérer sur la physiologie du jeûne chez les Insectes, nous avons décidé de suivre sur *Bombyx mori* L. l'évolution des grandes catégories chimiques : eau, glucides, lipides et protides en fonction de l'inanition. Parallèlement à cette étude, nous avons étudié les variations du poids corporel et de l'excrétion.

Notre expérimentation a porté sur la deuxième phase larvaire, c'est-à-dire, les IV^{e} et V^{e} intermues. Les chenilles sont soumises au jeûne absolu après avoir été alimentées pendant 1, 2, 3, 4 ou 5 jours ; les excreta sont recueillis journellement.

Tous les détails concernant nos plans expérimentaux, nos méthodes d'analyse

et nos résultats bruts ne seront pas repris ici (cf. BAUD, 1967). Rappelons seulement que l'examen pendant le jeûne de l'évolution des différents constituants des larves et des excreta nous a permis d'énoncer les principales conclusions suivantes :

— la teneur relative en eau de la larve augmente avec la durée de l'inanition ;
— les glucides et les lipides, substances de réserve consommées en majeure partie, permettent à l'animal de résister au jeûne ;
— le « stock » protéique conserve une certaine stabilité.

Nous avons essayé de dépasser ces constatations élémentaires, qui confirmaient les données de la littérature, en analysant de façon plus approfondie *comment* variaient les substances étudiées et en cherchant si des phases physiologiques, qualitativement différentes, ne se succédaient pas au cours du jeûne absolu.

I. — ACCUMULATION EXPONENTIELLE DE L'EAU

La courbe qui représente les variations de la teneur en eau en fonction du jeûne a l'allure d'une courbe à saturation dont l'équation est de la forme :

$$x = x_m + c \cdot e^{Kt}.$$

Les données expérimentales s'ajustent très bien aux données théoriques, ce qui nous permet d'affirmer que la teneur en eau de la larve (85 p. 100) augmente de façon exponentielle jusqu'à une valeur limite (90 p. 100) qui correspond à la mort de l'animal (BAUD, LEGAY et PASCAL, 1966).

II. — CONSOMMATION EXPONENTIELLE DES GLUCIDES ET DES LIPIDES

Nous avons représenté graphiquement en coordonnées semi-logarithmiques et en fonction du jeûne (en jours) la teneur en fonction du poids frais, du glycogène et des lipides (nous donnons à titre d'exemple le graphique n° 1). Nous constatons que les diverses valeurs se distribuent non pas selon une droite, mais selon deux droites. La démonstration rigoureuse de ce phénomène supposerait de très nombreuses données numériques, et en particulier la multiplication des mesures dans le temps, surtout au début du jeûne ; elle supposerait en outre, d'importants calculs.

Nous nous contentons de rapporter ici l'étude d'un cas favorable correspondant au graphique 1 (glycogène et lipides au IV^e intermue — chez les larves ayant ingéré huit repas — pour lequel nous possédons le maximum d'informations). Nous avons d'abord démontré qu'une droite unique ne peut rendre compte de la variation du glycogène et des lipides en fonction de la durée du jeûne. Un test de linéarité appliqué à la meilleure droite donne pour F les valeurs de 12,63 pour le glycogène et de 40,21 pour les lipides, valeurs nettement supérieures au seuil à 5 p. 100 (F = 3,71), donc l'écart à la droite est significatif (P = 95 p. 100), aussi bien pour le glycogène que pour les lipides.

Dans un deuxième temps, nous avons démontré que l'une des deux phases du phénomène (la deuxième), peut être représentée par une droite :

$$y = -0{,}056\,x + 0{,}936 \text{ pour le glycogène}$$

et $$y = -0{,}133\,x + 1{,}781 \text{ pour les lipides.}$$

Nous avons effectué le test de linéarité qui cette fois est satisfaisant, F étant inférieur au seuil ($F = 0{,}65$, seuil $= 5{,}99$ pour le glycogène ; $F = 2{,}00$, seuil $= 5{,}99$ pour les lipides).

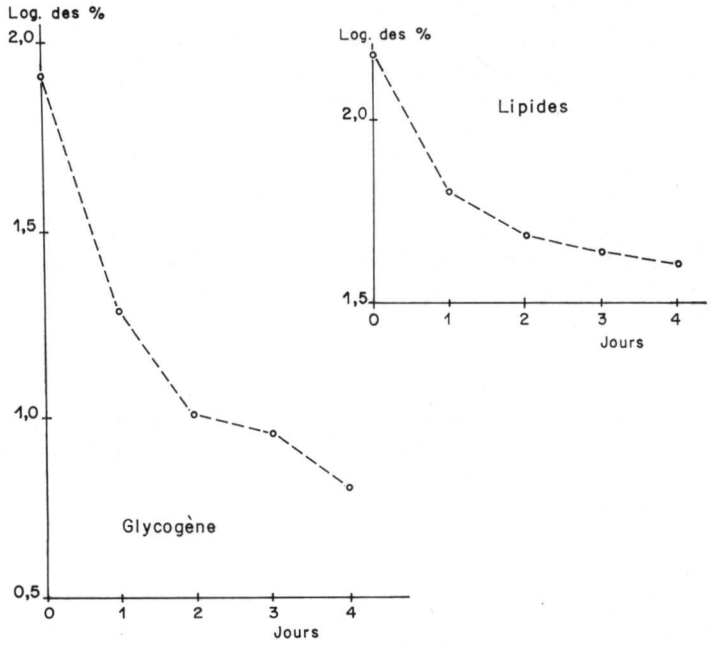


FIG. 1. — *Variation des teneurs en lipides et en glycogène des larves en fonction de la durée du jeûne* (log. des p. 100 du poids frais)
Lot II, 8 repas, IV^{e} intermue

Par suite, *et bien que la démonstration ne soit pas complète*, nous pouvons sans grand risque, affirmer que les phénomènes observés pendant le jeûne :

— donnent lieu à des variations exponentielles (puisqu'ils se linéarisent après transformation logarithmique) ;

— se décomposent en deux phases (puisqu'il faut deux droites pour rendre compte de l'ensemble).

Il y a donc 2 allométries distinctes et un point critique que nous essayerons d'interpréter plus loin.

Par ailleurs, on sait que chez les larves alimentées normalement, la croissance pondérale représentée suivant les mêmes modalités est également linéaire. Il est intéressant de souligner cette analogie entre deux situations :

— l'une où les phénomènes d'anabolisme dominent (croissance normale) ;

— l'autre où les phénomènes de catabolisme prévalent (décroissance due au jeûne).

Cette consommation exponentielle des substances de réserve pourrait laisser présumer une survie beaucoup plus longue, tout au moins aux dépens des lipides, mais nous avons remarqué plus haut, que l'augmentation relative de la teneur en eau pouvait mieux expliquer la mort des individus que l'absence de réserves.

III. — CONSOMMATION PLUS RAPIDE DES GLUCIDES QUE DES LIPIDES

Le glycogène est utilisé en premier lieu comme substance de réserve. Pratiquement, après deux ou trois jours de jeûne absolu, il n'existe plus qu'à l'état de traces, alors que les lipides constituent encore une fraction importante du stock initial.

Il y a environ 75 p. 100 de glycogène contre 50 p. 100 des lipides consommés pendant les premières 24 heures d'inanition ; ensuite la consommation des deux catégories est comparable ; enfin, le glycogène étant pratiquement épuisé, dans une dernière phase, les réserves utilisées sont presque uniquement de nature lipidique (1 p. 100 de glycogène contre 3 à 4 p. 100 de lipides pendant le dernier jour de jeûne).

Cependant on ne peut séparer les métabolismes glucidique et lipidique ; en effet, ils restent liés entre eux ainsi que le montre la corrélation que nous avons établie à partir des logarithmes des teneurs en ces deux constituants.

Valeurs du coefficient de corrélation : r
(entre les logarithmes des p. 100 du poids frais)

N° du lot	*IV^e intermue*	*V^e intermue*
1-4 repas	0,95	♂ 0,93 ♀ 0,99
11-8 repas	0,99	♂ 0,90 ♀ 0,98

La plupart des auteurs sont d'accord pour affirmer que les glucides constituent une source de réserves aisément métabolisables, réserves utilisées en priorité au cours de l'inanition. COMENGE et OJEDA (1948), étudiant le métabolisme de *Bombyx mori* au stade larvaire, concluent que les glucides sont *l'aliment énergétique de base* des larves.

Au cours de l'activité musculaire du vol des insectes on retrouve la même hiérarchie : dans un vol de courte durée ce sont les glucides qui sont surtout consommés, mais les lipides n'interviennent qu'ensuite comme source d'énergie mieux adaptée à un besoin de longue durée (NIEMERKO, 1958).

Il nous reste à approfondir la signification des différentes phases qui peuvent être mises en évidence au cours du jeûne grâce :

— à l'allométrie de consommation des substances de réserve : eau, glycogène, lipides ;

— à l'allométrie de la teneur en eau des excreta ;

— à l'existence d'un seuil de réversibilité.

IV. — DÉFINITION DE DEUX PHASES DANS LA PHYSIOLOGIE DU JEUNE

1. — *Allométrie de consommation des substances de réserve*

Nous avons vu comment était représentée exponentiellement la variation des teneurs en eau, glycogène et lipides en fonction de la durée du jeûne.

A la suite de son interprétation statistique, nous avons cru pouvoir affirmer qu'il existait deux allométries successives puisque deux droites étaient nécessaires pour représenter de façon satisfaisante la consommation des substances de réserve.

D'autre part, nous avons établi les rapports entre les indices de consommation du glycogène et des lipides, ceux-ci étant formés de la suite des termes :

$$\frac{\%\ \text{du}\ J_0 - \%\ \text{du}\ J_1}{\%\ \text{du}\ J_0}, \quad \frac{\%\ \text{du}\ J_1 - \%\ \text{du}\ J_2}{\%\ \text{du}\ J_0}\ \text{etc.}$$

(J_0, J_1, J_2, etc. représentant la suite des jours successifs de jeûne).

Voici les résultats obtenus :

N° du lot	Nombre de jours de jeûne	Indice de consommation du glycogène	Indice de consommation des lipides	Rapport
—	—	—	—	—
Lot I 4 repas	1	0,69	0,53	1,30
	2	0,25	0,15	1,67
	3	0,01	0,12	0,83
	4	0,01	0,05	0,20
Lot II 8 repas	1	0,77	0,56	1,38
	2	0,11	0,11	1,00
	3	0,01	0,03	0,33
	4	0,01	0,03	0,33

L'examen de ce tableau nous montre qu'il existe une opposition entre deux périodes distinctes au cours de l'inanition : la première reflétant un équilibre de consommation se rapprochant du type normal alors que la deuxième est l'expression d'un état de déséquilibre d'autant plus irréversible qu'on approche de la mort. Nous retrouverons plus loin cet antagonisme, notamment au niveau de l'excrétion hydrique, antagonisme qui souligne l'opposition entre ces deux périodes.

2. — *Allométrie de la teneur en eau des excreta*

La teneur en eau des excreta des larves varie également au cours de l'inanition Cette teneur semble augmenter jusqu'au milieu de la période de jeûne, c'est-à-dire jusqu'au deuxième jour. Pour illustrer cette variation, nous avons indiqué sur le graphique 2 la teneur en eau des excreta des larves ayant ingéré quatre repas au V^e^ intermue ; le maximum atteint au deuxième jour de jeûne est relativement élevé par rapport aux valeurs observées les autres jours. Ce point critique pourrait correspondre à celui que nous avons déjà mentionné dans la consommation des substances

de réserve, quoique légèrement décalé, ce qui est normal puisqu'il s'agit d'excrétion, celle-ci traduisant avec un temps de retard les phénomènes physiologiques antérieurs.

Dans la phase d'accroissement de la teneur en eau des excreta, nous pensons que l'insecte tente une régulation de sa teneur en eau (qui augmente au cours du jeûne) ; dans la deuxième phase, la larve devient incapable de poursuivre cet effort

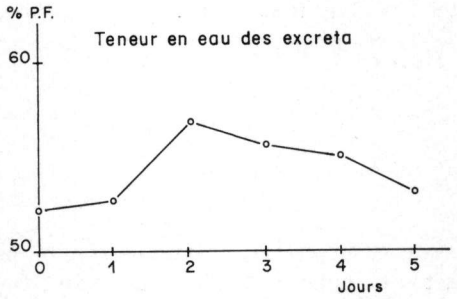


FIG. 2. — *Évolution de la teneur en eau des excreta*
Lot I, 4 repas, V° intermue

d'adaptation, et les excreta s'appauvrissent en eau, alors que la teneur de la larve continue à croître. Il semble, qu'il y ait conflit entre deux régulations, celle de la *teneur* en eau (première phase), et celle des *pertes* en eau (deuxième phase) ; ce sont ces contradictions, comme celles qui apparaissent dans la consommation des glucides et des lipides, qui conduisent à un déséquilibre complet et à la mort.

3. — *Irréversibilité du jeûne*

Ainsi que l'a montré LEGAY (1955), par des expériences de réalimentation, après une période de plus en plus longue de jeûne, il existe un point critique se situant au-delà de 36 heures de jeûne, limitant une phase au cours de laquelle les chenilles sont de plus en plus incapables de combler leur déficit pondéral, la consommation n'étant plus proportionnelle au besoin, mais limitée par l'ensemble « des autres caractéristiques physiologiques de l'animal » (résistance au jeûne, nature et utilisation des réserves).

De notre côté, nous avons :

— d'une part, montré au cours d'expériences de réalimentation que le glycogène ne pouvait atteindre le taux qu'il atteint chez les larves témoins ;

— d'autre part, constaté que l'épuisement des stocks glucidique et lipidique pouvait être considéré comme irréversible même avant 36 heures de jeûne ; c'est précisément à ce moment que se produit une modification que nous ne savons pas interpréter, due à la présence probable de tryptophane libre associé aux hexoses, en quantités relatives telles qu'elles se traduisent lors des dosages par l'apparition d'une coloration rouge aberrante superposée à la coloration verte habituelle (anthrone sulfurique).

Au cours du jeûne absolu, imposé expérimentalement, nous distinguons deux phases :

— l'une pendant laquelle le jeûne est « réversible » c'est-à-dire qu'une alimenta-

tion normale peut être rétablie, la plus grande partie des glucides est consommée, et ces glucides sont utilisés beaucoup plus vite que les lipides ; l'accumulation d'eau est rapide ; enfin l'augmentation de la teneur en eau des excreta reflète cette accumulation, tout en assurant une certaine régulation ;

— l'autre phase pendant laquelle le jeûne n'est plus réversible : les lipides sont largement consommés, mais leur utilisation ne tend pas à compenser celle des glucides; l'accumulation d'eau tend vers un maximum qui est létal, l'excrétion de l'eau tend à diminuer. L'ensemble de ces phénomènes aboutit à la mort de l'individu.

CONCLUSION

En conclusion, l'existence de réserves accumulées par la larve de *Bombyx mori* L. avant l'inanition permet à l'animal de *s'adapter au jeûne*, tout au moins dans une certaine mesure et jusqu'à une certaine limite : ce sont le glycogène et les lipides qui permettent aux larves de subsister ; ces constituants varient exponentiellement pendant l'inanition ; les glucides sont totalement et rapidement consommés. Les lipides, après la disparition du glycogène, sont à leur tour consommés en grande partie, alors que la teneur en eau augmente dangereusement, et que les protides peu utilisés au cours du jeûne assurent à l'individu une certaine stabilité structurale.

Par ailleurs, nous avons mis en évidence *l'existence de deux phases dans la physiologie du jeûne* grâce à l'allométrie de consommation des matières de réserve et à celle de la teneur en eau des excreta.

Cette contribution reste en définitive globale ; elle nous a permis bien sûr de préciser certains aspects de la physiologie du jeûne chez les Insectes ; il était avant tout utile de connaître les phénomènes au niveau des grandes catégories chimiques, mais c'est à la lumière de ces connaissances que pourrait être précisée maintenant l'évolution plus fine de ces substances par l'étude des métabolismes intermédiaires. Il est à peu près certain que de nombreux transferts interviennent. *Il serait intéressant de découvrir quelles sont en définitive la ou les substances ou quel est le déséquilibre métabolique responsable de l'irréversibilité du jeûne au cours de la seconde phase.*

Sous l'effet de l'inanition, pendant la première phase, certains mécanismes tendent à assurer la survie de l'animal, grâce à la présence de réserves ; il s'établit un état d'équilibre entre les dégradations et les restaurations, mais cet état d'équilibre ne peut indéfiniment durer. Il serait tout d'abord utile de multiplier les analyses au voisinage du point critique pour étudier plus finement ce qui se passe à ce moment-là ; d'autre part, on pourrait prolonger cet état de survie par l'action de facteurs favorables aux phénomènes de restauration, par exemple, en plaçant les animaux à une température plus basse, en pratiquant des injections, etc.

Il est clair que nos résultats et ceux que des recherches ultérieures permettraient d'obtenir s'insèrent non seulement en physiologie normale des Insectes, mais aussi en physiologie pathologique, et enfin en écologie, puisque les effets d'un jeûne ménagé doivent constamment jouer un rôle dans le développement et l'équilibre des populations d'insectes dans la nature.

Reçu pour publication en avril 1972.

SUMMARY

SOME BIOCHEMICAL CHARACTERS IN *BOMBYX MORI* L. LARVAE SUBJECTED TO TOTAL STARVATION OCCURRENCE OF TWO SUCCESSIVE PHASES

Food reserves accumulated early in the instar enable the *Bombyx mori* L, larvae to adapt themselves to starvation.

Glycogen and lipids are largely consumed while the water content in tissues critically increases as the duration of starvation is prolonged ; on the other hand, protides are consumed very little.

The consumption allometry of food reserves in larvae and the one of water content in excreta enable us to show the occurrence of two stages in starvation physiology. During the first stage a state of equilibrium sets up between degradations and recovery whereas a state of irrevocability occurs during the second one ; afterwards, death happens and it may not be ascribed accurately to a definite metabolic disequilibrium.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLÉGRET P., 1956. *Étude des glandes séricigènes des Lépidoptères. Leur rôle dans la physiologie du développement.* Thèse, Paris.

BALLI A., 1938. Osservazioni biologiche sulla inanizione nel (*Bombyx mori* L.). *Riv. di biol.* Perugia, 25.

BAUD L., 1955. Influence d'une sous-alimentation quantitative au cours du dernier intermue larvaire de *Bombyx mori* L., sur son développement ultérieur et sur celui de la génération suivante. *Rev. du Ver à soie*, **2**, 3-4, 7, 75-159.

BAUD L., LEGAY J.-M., PASCAL M., 1966. Évolution de la teneur en eau de la larve de *Bombyx mori* L., au cours du jeûne absolu. *Bull. Biol.*, **99**, 514.

BAUD L., 1967. Utilisation du glycogène au cours du jeûne chez le Lépidoptère *Bombyx mori* L. *C. R. Soc., Biol.*, 161, 9-8, 1748.

BAUD L., 1967. *Contribution à l'étude physiologique du jeûne chez un insecte* (*Bombyx mori* L.). Thèse de Sciences naturelles Lyon.

BÉNÉZECH C., 1962. *L'eau, base structurale et fonctionnelle des êtres vivants.* Masson, Paris.

BOUNHIOL J.-J., 1938. *Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères.* Thèse, Paris. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. 24.

BROWN A. W. A., 1937. Studies on the excreta of a grasshoper *Melanoplus bivittatus. J. exp. Biol.*, **14**, 87-94.

BUXTON P. A., 1930. Evaporation from the Mealworm and atmospheric humidity. *Proc. Roy. Soc. London*, B, 106, 560.

CHAUDHARY K. D., BERNARD R., LEMONDE A., 1964. Effects of starvation on the larval body composition and phosphorus metabolism in *Tribolium confusum* DUVAL. *Arch. Intern. Physiol., Bioch.*, **72**, 17-31.

COMENGE M., OJEDA E., 1948. Sobre el metabolism del *Bombyx mori* L. III. Glucides y lipidos. *Rev. esp. Fiosiol.*, **4**, 1, 109-116.

CORNALIA J., 1856. *Monografia del bombice del gelso*, Milano.

CRAGG F. W., 1923. *Ind. J. Med. Res*, **2**, 449-472. Cité par CHAUVIN dans la *Physiologie de l'Insecte*, 1949.

DUCHÂTEAU G., FLORKIN M., 1959. Sur la tréhalosémie des insectes et sa signification. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, **67**, 306-314.

FARKAS K., 1903. Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Über den Energieumsatz der Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose. *Pfluger's Archiv.*, **98**, 490-546.

GRISON P., 1948. Variations de la teneur en lipides choliniques du Doryphore au cours de la vie imaginale et en fonction de son alimentation. *C. R. Acad. Sci.*, **227**, 1172-1272.

GRISON P., 1957. Les facteurs alimentaires de la fécondité chez le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* SAY (Col. *Chrysomelidae*). *Ann. Epiphyties.*, **8**, 3, 305-381.

GRISON P., LE BERRE J.-R., 1953. Conséquences physiologiques de l'inanition chez l'imago de *Leptinotarsa decemlineata* (SAY). *Rev. Pathol. vég. Entomol. agr. Fr.*, **32**, 2, 73-86.

HADDOW A., 1941. The influence of nutrition on egg production and longevity in unmated females body lice *Pediculus humanis corporis* (*Anoplura*). *Parasitol.*, **33**, 40-46.

HELLER J., 1926. Chemische Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten. IV. Mitteilung Spinner und Schwärnmer. V. Mitteilung : Über den Hungertoffwechsel der Schmetterlinge. *Biochem., Z.*, **172**, 59-73, 74-81.

HOLLANDE A.-C., CORDEBARD H., 1926. Notes chimiques et physiologiques se rapportant aux excréments de la teigne du crin. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **8**, 631-635.

LAFON M., 1941. Étude expérimentale de l'inanition chez *Phormia regina* MEIGEN. *C. R. Soc. de Biol.*, **135**, 193-197.

LECLERCQ J., 1949. Nouvelles recherches sur la physiologie de l'inanition chez *Tenebrio molitor. L. Arch. Intern. Physiol.*, **57**, 173-184.

LEGAY J.-M., 1951. Le développement, la mue et l'alimentation chez le Ver à soie (expériences sur le nombre de repas). *Rev. du Ver à soie*, **3**, 1, 1-2, 47-50.

LEGAY J.-M., 1955. *La prise de nourriture chez le Ver à soie.* Thèse de Sci, nat., Paris.

LUDWIG D., 1950 *a*. The metabolism of starved nymphs of the grasshoper *Chortophaga viridifasciata* DE GEER. *Physiol. Zool.*, **23**, 41-47.

LUDWIG D., 1950 *b*. Changes in the distribution of nitrogen during starvation in the grasshoper *Chortophaga viridifasciata* DE GEER. *Physiol. Zool.*, **23**, 208-213.

LUDWIG D., ROTHSTEIN F., 1952. Changes in the carbohydrate and fat content of Japanese beetle (*Popillia japonica*, NEWMAN), during metamorphosis. *Physiol. Zool.*, **25**, 308-317.

LUDWIG D., WUGMEISTER M., 1953. Effects of starvation on the blood of Japanese beetle (*Popillia japonica* NEWMAN), larvae. *Physiol. Zool.*, **26**, 254-259.

MELLANBY K., 1932. The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting mealworm (*Tenebrio molitor* L. Coleoptera). *Proc. Roy. Soc. London*, **111**, 376-390.

NEWTON C. J., 1954. Effects of starvation on composition of Japanese beetle larvae (*Popillia japonica* NEWMAN). *Physiol. Zool.*, **27**, 248-258.

NIEMERKO W., CEPELEWICZ S., 1950. Studies in the biochemistry of the wax-moth *Galleria mellonella*. I. Growth of the larvae and their chemical composition. *Acta Biol. Exp.*, **15**, 57-68.

NIEMERKO W., 1958. Some aspects of lipid metabolism in insects. *Proc. Intern. Congr. Biochem., 4th, Congr. Vienna*, 185-200.

RAZET P., 1961. *Recherches sur l'uricolyse chez les Insectes.* Thèse, Rennes.

STADDON B. W., 1955. The excretion and storage of ammonia by the aquatic larva of *Sialis lutaria* (*Hemoptera*). *J. Experim. Biol.*, **32**, 84-94.

WOKE P. A., 1949. *J. Parasitol.*, **23**, 311-313. Cité par CHAUVIN dans *Physiologie de l'Insecte*, 1949.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 507-512.

ON THE MONONCHID NEMATODE GENERA *BATHYODONTUS* FIELDING, 1950, AND *MIROLAIMUS* ANDRÀSSY, 1956, WITH A DESCRIPTION OF *M. INDICUS* N. SP.

S. H. KHAN

Department of Zoology, Aligarh Muslim University, Aligarh (India)

SUMMARY

The genera *Bathyodontus* and *Mirolaimus* are redefined. *Bathyodontus cylindricus* FIELDING (1950) is reported from India. *Mirolaimus indicus* n. sp. is described.

INTRODUCTION

Mouth cavity (1) in the nematodes belonging to the genera *Bathyodontus* FIELDING (1950) and *Mirolaimus* ANDRÀSSY (1956) has been found by S'JACOB and LOOF (1962) to be a three part structure consisting of an anterior cylindrical part built up of one dorsal and two subventral sectors, a shorter and much narrower median part and a long and tubular posterior part. It was mainly due to this similarity that they regarded the genus *Mirolaimus* to be a subjective synonym of the genus *Bathyodontus*.

In the present study made on specimens of both *Bathyodontus* and *Mirolaimus* isolated from samples of soil around roots of *Vitis vinifera* and *Eleusine coracana* plants respectively in Guntur district (A. P.), the structure of mouth cavity has been found to agree fundamentally with the observations of S'JACOB and LOOF (1962). A marked difference in the relative proportions in length of anterior and posterior parts of the mouth cavity in the nematodes of these two groups has been noted. As observed in the present specimens, and as also illustrated by S'JACOB and LOOF (1962), the posterior tubular part of the mouth cavity is about one-and-a-half times the anterior

(1) The length of the mouth cavity is measured from the anterior end of the body.

wider part in *Bathyodontus* and subequal to almost equal in *Mirolaimus*. Moreover, the anterior part of mouth cavity is relatively wider in terms of head-width in *Bathyodontus* than in *Mirolaimus*. This is because of the difference in the shape of lip region continuous with amalgamated lips in *Bathyodontus* and offset with well developed lips in *Mirolaimus*. These differences in mouth cavity and lip region suggest that *Bathyodontus* and *Mirolaimus* are two separate and easily identifiable genera. They, however, represent a group of nematodes in which mouth cavity consists of three parts. Both these genera are being redefined.

Specimens representing the genus *Bathyodontus* agreed well with the description of *B. cylindricus* FIELDING (1950), as provided by S'JACOB and LOOF (1962). They are being measured and briefly described here. Nematodes belonging to the genus *Mirolaimus* represented a hitherto undescribed species which is named as *M. indicus* n. sp. It is being described below. This appears to be the first record of the genera *Bathyodontus* and *Mirolaimus* from India.

BATHYODONTUS FIELDING, 1950

Diagnosis (Emended) : Bathyodontidae : Cuticle smooth without any setae. Amphids cup-shaped in lateral view, post-labial. Lip region almost continuous with body contour. Stoma surrounded by œsophageal tissue, consisting of three parts : an anterior cylindrical part with cuticularized walls and built up of one dorsal and two subventral sectors ; a shorter and much narrower median part ; and, a long and tubular posterior part. Anterior cylindrical part of stoma one-third to half as wide as head. Posterior tubular part of stoma about one-and-a-half times the anterior part in length. Ovaries paired, opposed and reflexed. Caudal glands present.

Type species : *Bathyodontus cylindricus* FIELDING, 1950.

BATHYODONTUS CYLINDRICUS FIELDING, 1950

Measurements

Females (3) : Length = 0.97-1.06 mm ; a = 22.6-23.1 ; b = 2-3.2 ; c = 38-48.6 ; V = 55.3-57.2 % ; Tail/Anal-body-width = 0.5-0.68.

Description

Female : Body robust, cylindrical, tapering at either end, almost straight on death by gentle heat. Lip region almost continuous with the body contour. Cephalic papillae prominent. Stoma 60-73 μ long, consisting of three parts. Anterior, median and posterior parts of stoma 21-26 μ, 6-8 μ, and 32-41 μi n length respectively. Oesophagointestinal valve distinct, wider anteriorly.

Vulva post-equatorial. Vaginal walls sclerotized. Tail less than one anal-body-width long. Caudal glands not distinct, probably three in number, orifice of their duct terminal. Caudal and pre-anal papillae present.

Material

Three females collected by Dr. Mohammad Hayat, November, 1967. Two females deposited with the Zoology Museum, Aligarh Muslim University, Aligarh (U. P.), India. One female with Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen, The Netherlands.

Habitat and locality

Collected from soil around roots of Grape Vine (*Vitis vinifera*) in Guntur (A. P.), India.

MIROLAIMUS ANDRÀSSY, 1956

Diagnosis (Emended) : Bathyodontidae : Cuticle smooth, without any setae. Amphids cup-shaped in lateral view, post-labial. Lip region offset from the body by a deep constriction. Stoma surrouded by oesophageal tissue, consisting of an anterior cylindrical part with cuticularized walls and built up of one dorsal and two subventral sectors, a shorter and much narrower median part and a long tubular posterior part. Anterior cylindrical part of stoma less than one-third as wide as head. Posterior tubular part of stoma subequal to almost equal to anterior part in length. Ovaries paired, opposed, and reflexed. Caudal glands present. Males diorchic with two equal spicules and a series of ventro-median pre-cloacal supplements.

Type species : *Mirolaimus mirus* ANDRÁSSY, 1956.

syn. *Bathyodontus mirus* (ANDRÁSSY, 1956) S'JACOB and LOOF, 1962

MIROLAIMUS INDICUS N. SP.

Measurements

Females (10) : Length = 0.63-0.87 mm ; a = 15-25 ; b = 3.2-5.1 ; c = 38.7-45.5; V = 42.2-45.6% ; Tail/Anal-body-width = 0.64-0.74.

Female (Holotype) : Length = 0.77 mm ; a = 20.3 ; b = 3.2 ; c = 45.5 ; V = 44.2% ; Tail/Anal-body-width = 0.68.

Description

Female : Body robust, cylindrical, tapering at both the extremities. Head offset by a deep constriction, about half as high as wide. Lips well developed, with slightly angular margins. Cephalic papillae prominent with thick tubes leading backwards from them(-) a condition resembling that in the Isolaimid nematode genus *Isolaimium* COBB (1920). Lateral body pores present but not very distinct. Amphids cup-shaped in lateral view, with fine longitudinal markings. Stoma 49-57 μ long. Anterior, median and posterior parts of stoma 26-36 μ, 5-6 μ and 17-21 μ in length respectively.

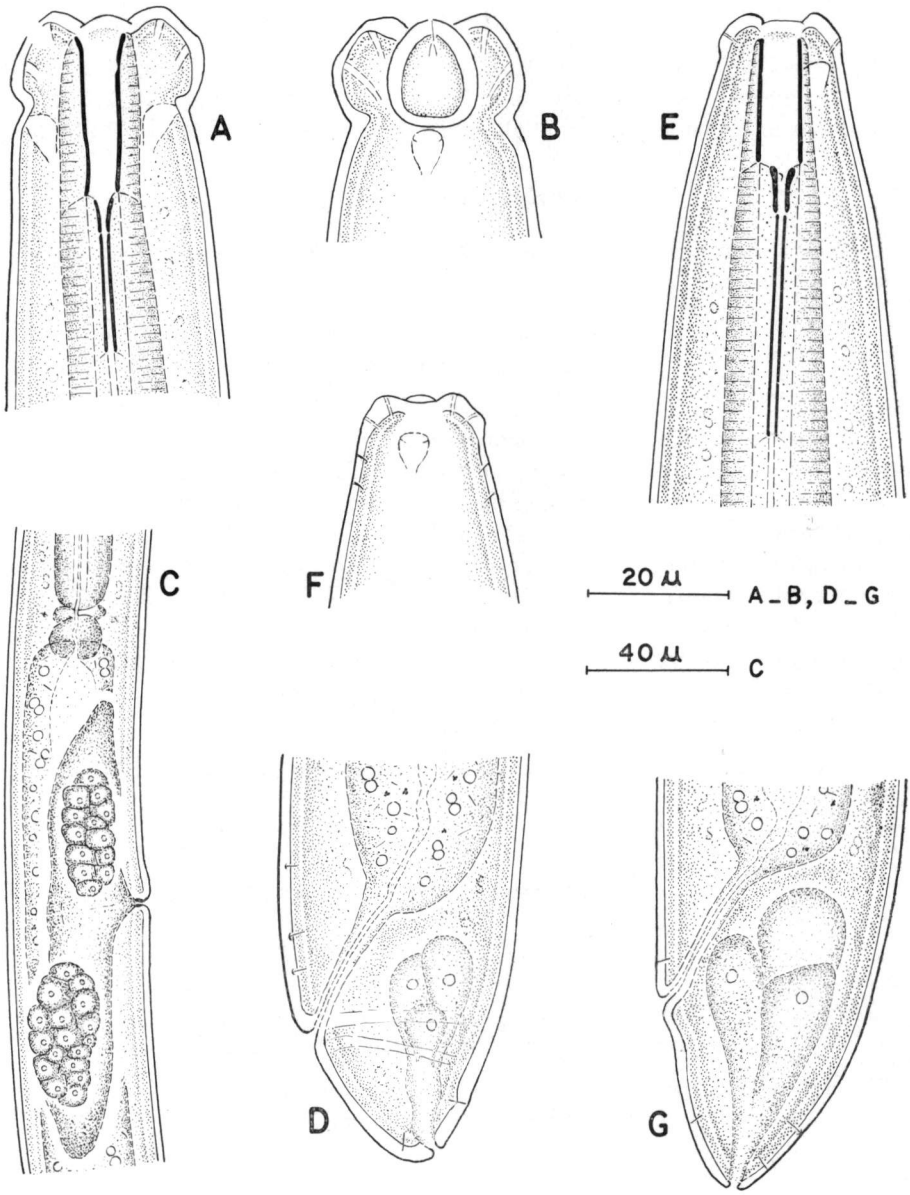


FIG. 1

A-D. *Mirolaimus indicus* n. sp.

A. Female, anterior end, ventral view
B. Female, anterior end, lateral view
C. Vulvar region
D. Female, tail end

E-G. *Bathyodontus cylindricus*

E. Female, anterior end
F. Female, anterior end, lateral view
G. Female, tail end.

Oesophagus cylindrical, enveloped by nerve ring at about two-and-a-half head-widths from the anterior end. Oesophago-intestinal valve distinct, with a conspicuous disc in some specimens. Excretory duct distinct in one paratype, its pore located at a distance of three head-widths from the anterior end.

Vulva preequatorial. Vaginal walls sclerotized. Ovaries paired, opposed, reflexed. Spermatheca not seen. Egg in a paratype measuring 125 μ × 42 μ in size. Pre-rectum not definite. Rectum distinct, slightly less than one anal-body-width long. Tail rounded, less than one anal-body-width long. Caudal glands three, orifice of the duct sub-terminal. Caudal and pre-anal papillae present.

Male : Not found.

Holotype

Female collected by Dr. Mohammad Hayat, November, 1967 ; deposited with the Zoology Museum, Aligarh Muslim University, Aligarh (U. P.), India.

Paratypes

9 females ; other data same as for holotype. 1 female with Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen, The Netherlands.

Type habitat and locality

Collected from soil around roots of Ragi (*Eleusine coracana*) at Chirala Taluqa, Guntur District (A. P.), India.

Diagnosis and relationship

Mirolaimus indicus n. sp. differs from *M. mirus* ANDRÁSSY (1956), type and only other species included in this genus, in having lip region with slightly angular margins, pre-equatorial vulva and sub-terminal orifice of caudal glands (lips rounded ; V = 56.5-60.8% ; orifice of caudal glands terminal in *M. mirus*.

Reçu pour publication en février 1972.

ACKNOWLEDGEMENTS

I express my gratitude to Dr. Mohammad HAYAT of the Department of Zoology, Aligarh Muslim University, Aligarh, for the nematode specimens on which this study was made, and to Dr. P. A. A. Loof for his untiring help.

RÉSUMÉ

LES NÉMATODES MONONCHIDAE DES GENRES *BATHYODONTUS* FIELDING, 1950 ET *MIROLAIMUS* ANDRÁSSY, 1956. AVEC DESCRIPTION DE *M. INDICUS*, N. SP.

Les caractères des genres *Bathyodontus* et *Mirolaimus* sont reprécisés. *Bathyodontus cylindricus* FIELDING (1950) est signalé en Inde. *Mirolaimus indicus* n. sp. est décrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDRÁSSY I., 1956. Eine interessante Nematoden Fauna der Gerste. Nematologische Notizen. *Acta Zool. Budapest*, **2**, 307-317.

HOGEWIND W. L., HEYNS J., 1967. Notes on the genus *Isolaimium* Cobb, 1920 (Nematoda), with descriptions of new species from South Africa. *Proc. Helminthol. Soc. Washington*, **34**, 20-26.

s'JACOB J. J., LOOF P. A. A., 1962. The taxonomic status of the genera *Bathyodontus* Fielding, 1950 and *Mirolaimus* Andrássy, 1956. *Nematologica*, **8**, 66-74.

TIMM R. W., 1969. The genus *Isolaimium* Cobb, 1920 (Order. Isolaimida, Isolaimiidae New Family). *J. Nematology*, **1**, 97-106.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 513-527.

DONNÉES NOUVELLES SUR LA COMPOSITION ET LA DYNAMIQUE DE LA NÉMATOFAUNE DES SOLS DES ANTILLES FRANÇAISES

A. KERMARREC [1] et C. SCOTTO LA MASSESE,

Station de Recherches sur les Nématodes, I. N. R. A., 06 - Antibes

RÉSUMÉ

Les Antilles françaises (Guadeloupe et Martinique) représentent un secteur nouveau pour la recherche nématologique. Le Laboratoire central de Recherches sur les Nématodes d'Antibes (France) a entrepris depuis quelques années une campagne de prospection systématique de la nématofaune phytoparasite de ces biotopes subtropicaux (SCOTTO LA MASSESE, 1969).

En raison de l'intérêt de ces premières données recueillies, de nouveaux échantillons de sols ont été prélevés au cours des deux dernières années avec des objectifs précis : établir la liste des principales espèces phytophages liées aux principales cultures et préciser leur gamme d'hôtes ; étudier l'influence de la mise en culture des zones climaciques sur les nématodes endémiques.

Une méthode graphique est exposée, permettant de suivre la modification de la structure de la nématofaune. Quelques nouvelles espèces ont été décelées dans diverses familles de *Tylenchina*. L'emploi d'une méthode d'extraction adéquate (BERGE et KERMARREC, 1969, non publié) a permis l'obtention de la quasi-totalité des nématodes de tous les groupes avec une excellente fidélité, conditions *sine qua non* pour toute étude écologique.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des échantillons de 500 à 1 000 g de sol prélevés dans la rhizosphère avec les racines de la plante concernée sont envoyés dans des sacs de polyéthylène par avion à Antibes. Les délais sont d'environ une semaine entre les prélèvements et les analyses. Les nématodes de la phase terreuse sont soumis à une méthode d'extraction mécanique qui tend à devenir courante dans la plupart des laboratoires : la centrifugation-flottation en solution de sucrose. L'exposé en détail de cette méthode telle qu'elle est employée à Antibes avec des résultats satisfaisants peut être utile à d'autres chercheurs. Elle est résumée dans le schéma, ci-après.

[1] Adresse actuelle : Centre de Recherches des Antilles-Guyane, Laboratoire de Zoologie, Domaine Duclos, Petit-Bourg (Guadeloupe).

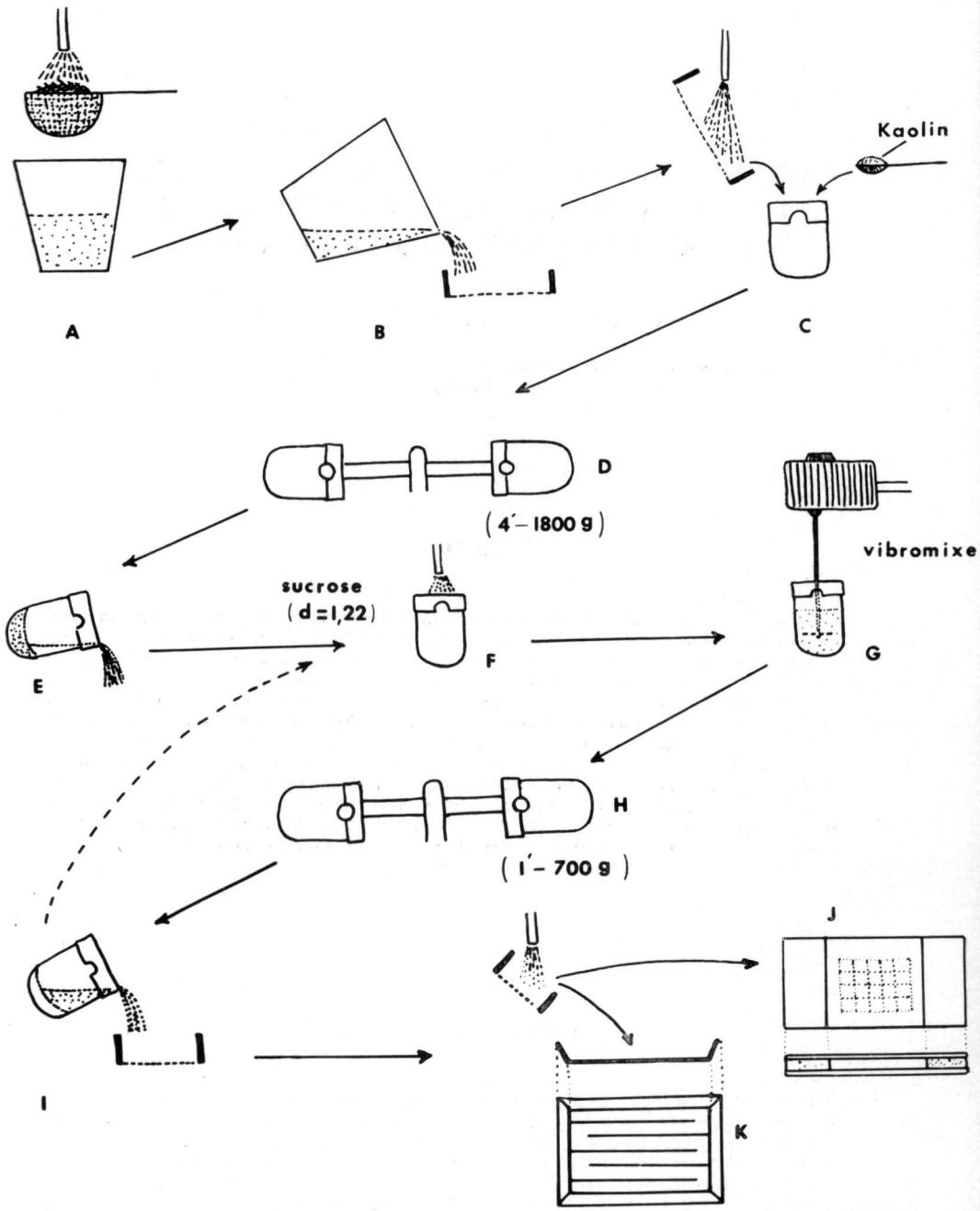


FIG. 1. — *Méthode d'extraction mécanique de la nématofaune : la centrifugation-flottation*
(Légendes dans le texte)

Cette méthode a été retenue, car elle est exhaustive : le format, l'ornementation cuticulaire et la vitalité des nématodes n'interviennent pas lors de l'extraction. L'emploi de grands godets de (500 ml) permet la manipulation d'échantillons importants avec une bonne répétabilité et un bon rendement. De plus cette méthode peut être utilisée après broyage des racines pour l'obtention en suspensions claires des endobiontes et semi-endobiontes.

TABLEAU I

Processus de la méthode d'extraction

Étapes	Nature des opérations
A	Lavage du sol au travers d'une passoire de 1 000 μ d'ouverture de maille.
B	Filtration du produit de A, décanté pendant 2 à 3 minutes, sur un tamis de 40 μ d'ouverture de maille en nylon.
C	Rinçage du tamis dans le godet de 500 ml de la centrifugeuse et addition de kaolin afin d'éviter la perte de nématodes lors de l'élimination du surnageant eau (étape E).
D	Première centrifugation : 4 minutes à 1 800 *g*.
E	Élimination du surnageant eau : les nématodes sont dans le culot du godet sous le kaolin.
F	Addition de la solution de sucrose ($d = 1{,}22$, soit 490 g de sucrose par litre d'eau).
G	Vibromixage mettant le culot en suspension dans la solution sucrée.
H	Seconde centrifugation : 1 minute à 700 *g*.
I	Filtration du surnageant sucré (contenant les nématodes) sur une toile de 5 μ d'ouverture de maille.
J et K	Rinçage du filtre et dénombrement des animaux extraits dans une lame de Peters (J) ou en totalité dans une coupelle de De Grisse (K) dont les bords inclinés évitent la diffraction due au ménisque.

II. — RÉSULTATS DE LA CAMPAGNE DE PROSPECTION

A. — *Liste des espèces trouvées sur leur plante hôte*

Les diverses espèces trouvées lors de cette dernière campagne de prospection sont regroupées dans le tableau 2 avec, pour seconde entrée, la liste des plantes hôtes. Les localités d'origine y sont également précisées.

B. — *Analyse des résultats par espèce de nématode rencontrée*

a) *Tylenchoidea.*

— *Tylenchus* : ce nom couvre en fait plusieurs genres qui sont présents dans presque tous les échantillons avec des niveaux de population les plus élevés en forêt primitive climacique.

— *Tylenchorhynchus* : ce genre a été trouvé sur canne à sucre, patate douce, pangola, citrus et ficus en Guadeloupe. Dans la même île, le cotonnier était l'hôte de *T. acutus*. En Marie-Galante, *T. capitatus* (= *T. actii*) jouait un rôle certain dans le mauvais développement d'une culture de poivrons.

— *Telotylenchus* : ce genre est représenté par une nouvelle espèce qui sera décrite prochainement. Elle se trouve être dépourvue de mâle. Jusqu'à 500 individus de cette espèce ont été dénombrés dans 100 g de sol sur canne à sucre en Guadeloupe. Il a également été décelé sur citronnier/bigaradier et sur avocatier en Marie-Galante.

— *Trophurus* : les cultures de canne à sucre hébergeaient déjà *T. longimarginatus* (SCOTTO LA MASSESE, 1969). Une nouvelle espèce déjà signalée en Guadeloupe sur pangola est retrouvée sur *Ficus laevigata* et sur mangue en Marie-Galante. Les populations de *Trophurus* n. sp. peuvent être très importantes sur pangola (500 individus pour 100 g de sol). Sa pathogénie à l'égard de cette culture doit donc être étudiée.

— *Peltamigratus* : avec des niveaux de populations faibles, *P. luci* trouvé par VILARDEBO sur ananas en Martinique (SHER, 1963) se rencontre également sur citrus en Guadeloupe.

— *Helicotylenchus* : tout comme l'a déjà remarqué ROMAN (1965) à Porto Rico ce genre est le plus fréquent dans les analyses. *H. erithrynae* reste l'espèce la plus courante et atteint sur canne à sucre des populations de 400 individus/100 g de sol. Il a déjà été signalé sur cette culture aux Indes, au Queensland et à l'île Maurice par WILIAMS (1960). Le pangola l'héberge également (250 individus/100 g de sol), ainsi que la forêt primaire.

Helicotylenchus n. sp. a été trouvé sur canne à sucre avec près de 700 individus/100 g de sol ; *H. tropicus* sur pangola avec 412 individus/100 g de sol. Cette dernière espèce existe également sur citrus associée à *H. concavus* (250 individus/100 g de sol). La rhizosphère de l'avocatier héberge aussi *H. concavus*. *H. multicinctus* et *H. pseudorobustus* parasitent tous deux les poivrons sur lesquels une autre nouvelle espèce de ce genre a été décelée. *H. multicinctus* est fréquente dans les bananeraies. La nuisance réelle de chacune de ces espèces reste à définir, mais le rôle pathogène de la dernière a été déjà souvent démontré : elle est considérée par MAAS (1969) avec *R. similis* comme principal parasite au Surinam.

— *Rotylenchus* : cet *Hoplolaiminae* n'a pu être décelé dans les Antilles françaises. Bien que TARJAN (1964) ait isolé, *R. goodeyi* en bananeraie à Porto Rico associé à une espèce indéterminée et sur oranger (1967) au Costa Rica, il semble bien que ce genre soit peu représenté dans les Caraïbes.

— *Rotylenchulus* : le nématode réniforme, au spectre d'hôtes très large, pullulait en particulier sur *Cajanus cajan* (1 486 individus/100 g de sol) *Ipomoea batatas* (1 235 individus), *Vigna sinensis* (856 individus), manguier (406 individus), citrus (250 individus) et *Vitis* (86 individus). Une espèce non décrite à également été obtenue d'échantillons prélevés en forêts.

— *Meloidogyne* : ce genre est représenté par deux espèces en particulier : *M. exigua* et *M. javanica*, sur canne à sucre, banane, café et citrus divers. Ce genre existe également dans la forêt primitive à l'état endémique, mais il n'a pas été possible jusqu'ici d'examiner de femelles adultes ni d'identifier le ou les hôtes qui l'hébergent.

— *Pratylenchus* : les trois principales espèces, endémiques de la zone subtropicale, se retrouvent dans l'archipel des Antilles françaises. *P. brachyurus*, *P. coffeae* et *P. zeae*. Une nouvelle espèce proche de *P. crenatus*, sans spermathèque, avec 3 an-

TABLEAU 2

Liste des espèces trouvées dans la rhizosphère des végétaux

Plante hôte	Localité code	*Tylenchus* spp.	*Tylenchorhynchus* sp.	*T. capitatus*	*T. acutus*	*Telotylenchus* n. sp.	*Trophurus* n. sp.	*T. longimarginatus*	*Meloidogyne* sp.	*M. exigua*	*M. javanica*	*Peltamigratus luci*	*Helicotylenchus* sp.	*H.* n. sp.	*H. concavus*	*H. dihystera*	*H. erithrynae*	*H. tropicus*	*H. multicinctus*	*H. pseudorobustus*	*Pratylenchus* sp.	*P. brachyurus*	*P. coffeae*	*P. zeae*	*P.* n. sp.	*Rotylenchulus* spp.	*Macroposthonia* sp.	*M. denoudeni*	*M. onoensis*	*M. palustris*	*M. sphaerocephala*	*Criconema* sp.	*C. murrayi*	*C. octangulare*	*C.* n. sp.	*Hemicriconemoides strictathecatus*	*Paratylenchus* sp.	*Aphelenchus* sp.	*Longidorus laevicapitatus*	*Xiphinema* sp.	*X. americanum*	*X. brevicolle*	*X. rivesi*	*X. vulgare*	*Diphtherophora* sp.
Canne à sucre....	1	+	+			+	+		+		+		+	+			+				+		+		+	+										+							
Bananier	1								+										+		+			+																			
Vigne	1	+																					+			+																		
Avocatier	3					+	+								+						+					+											+							
Manguier	3						+						+		+						+					+											+							
Caféier	1	+					+			+									+	+	+		+			+										+							
Cotonnier	1				+																																							
Poivron	2	+		+									+																															
Pois d'angole ...	3																									+																		
Patate douce	1	+	+										+													+												+							
Vigna	1																									+																		
Citronnier/Big. ..	1	+				+									+									+												+							
Oranger/Big.	1											+	+				+																											
Citrus divers	1-3	+	+						+				+				+				+					+		+		+							+							
Pangola	1	+	+				+						+				+				+	+		+		+		+									+							
Savane	1	+					+						+								+			+	+																			
Stylosanthes gracilis	1	+																									+	+					+	+										
Clusia sp.	1	+											+				+																+					+							
Cordia sp.	1	+							+								+																+											
Ficus laevigata...	1	+	+				+		+																																			
Forêt I	1	+											+				+									+	+										+							
Forêt II	1	+										+	+													+						+											

1 : Guadeloupe.
2 : Martinique.
3 : Marie-Galante.

neaux céphaliques et une queue crénelée, mais à vulve beaucoup plus haute, a été mise en évidence dans la savane naturelle et sur pangola installé depuis 15 années.

b) *Criconematoidea.*

— *Paratylenchus* : ce genre a surtout été isolé d'échantillons prélevés en zones climaciques (forêt primaire). Quelques individus vivent également dans la rhizosphère de la canne à sucre.

— *Macroposthonia* : trois espèces ont été trouvées jusqu'à présent sur canne à sucre, citrus et café : *M. sphaerocephala, M. denoudeni* et *M. onoensis*. Proche de cette dernière espèce *M. palustris*, décrite par LUC (1970) sur une population d'une bananeraie guinéenne, a été isolée en Guadeloupe sur canne à sucre et citrus.

— *Criconema* : ce genre, classiquement cantonné aux zones climaciques peu bouleversées (forêts, vergers anciens...) est représenté par *C. octangulare, C. murrayi* et *Criconema* n. sp., forme proche de *C. murrayi*, mais possédant un stylet de 120 µ. Une seconde espèce nouvelle, également proche de *C. murrayi*, caractérisée par une queue aux annélations embouties conférant à cette dernière un aspect carré, n'a été trouvée qu'en un seul exemplaire dans une pépinière des Eaux et Forêts (forêt secondaire) associée à *C. octangulare*.

— *Hemicriconemoides* : une seule espèce a été décelée sur café *liberica* : *H. strictathecatus*.

c) *Aphelenchoidea.*

Cette superfamille n'était représentée que par le genre *Aphelenchus* qui, comme les *Tylenchus*, est très largement distribué. Le rôle exact de ce nématode reste à éclaircir.

Remarque :

Notons l'absence d'*Heterodera* dans les sols des Antilles françaises.

d) *Dorylaimida.*

A côté des genres *Diphtherophora* et *Trichodorus*, dont nous signalons la présence en Guadeloupe, il faut dire quelques mots sur les *Xiphinema* et *Longidorus* trouvés au cours de cette campagne.

— *Xiphinema* : le groupe *americanum* de ce genre est subtropical et présente une diversité d'espèces apparentées.

X. americanum : cosmopolite, son domaine reste essentiellement subtropical. Il a été trouvé sur *Vigna sinensis*, citrus, *Vitis* et en forêt primaire.

X. brevicolle : signalée au Sénégal, en Israël, ainsi qu'au Brésil, cette espèce a été retrouvée sur café *liberica* en Guadeloupe.

X. rivesi : cette espèce récemment décrite à partir de populations du sud ouest de la France (DALMASSO, 1969) est, ainsi que l'auteur le présumait, subtropicale et semble bien avoir été importée en France par le port de Bordeaux. La découverte aux Antilles sur *Ficus laevigata* est intéressante en ce qu'elle confirme l'hypothèse précédente.

X. vulgare : plus éloignée du groupe *americanum*, cette espèce, décrite en Floride par TARJAN, montre un prolongement de son aire aux Antilles. Elle a été trouvée sur citronnier et citrus divers.

— *Longidorus* : ce genre n'est représenté que par *L. laevicapitatus* dont la première signalisation aux Antilles françaises revient à DALMASSO (1967). Ce nématode, inféodé à la canne à sucre, joue certainement un rôle économique non négligeable, mais qui reste à préciser. L'aire de répartition de cette espèce suit celle de la canne à sucre. Elle a cependant été trouvée en France dans la région de Montpellier, où, comme pour *X. rivesi*, elle paraît cantonnée aux abords des ports.

C. — *Analyse dynamique des populations de Tylenchides*

a) *Canne à sucre.*

1. *Évolution de la nématofaune dans une culture de canne à sucre après défrichement d'une forêt primaire.*

Les chiffres sont donnés pour 100 g de sol. Sous ma rubrique « libres » sont regroupés les Rhabditida, Dorylaimida non phytophages et autres ordres secondaires.

TABLEAU 3

Évolution de la nématofaune sous canne à sucre après défrichement d'une forêt primaire

(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

Nématodes rencontrés	Age de la culture		
	6 mois	1 an	5 ans
Population totale	506	732	925
Libres.....	125	163	24
Tylenchides	363	546	901
Tylenchus	113	116	70
H. erythrinae	119	209	831
M. onoensis	48	12	4
P. zeae	9	209	6
$\frac{\text{Nématodes phytophages}}{\text{Nématodes totaux}} = \frac{P}{N}$	0,71	0,74	0,98

L'analyse du tableau 3 montre l'installation d'une nématofaune phytophage avec le vieillissement de la culture de canne. Une espèce en particulier domine : *H. erythrinae*. Les genres *Tylenchus*, *Macroposthonia*, *Paratylenchus*, *Meloidogyne*, tendent à disparaître devant la pullulation de *H. erythrinae*. *Pratylenchus zeae*, après un pic au bout d'un an, suit le même processus.

Le rapport P/N nématodes phytophages sur nématodes totaux tend vers l'unité avec le temps. La pathogénie réelle des espèces reste ignorée.

2. *Après le défrichement d'une savane*

Le rapport R, précédemment défini, décroît après mise en culture. Les *Tylenchus* et *Telotylenchus* s'adaptent bien à la nouvelle rhizosphère. Les *Trophurus* disparaissent et les *Pratylenchus* semblent à la recherche d'un nouvel équilibre à un niveau très inférieur à celui occupé antérieurement à l'implantation de la canne à sucre.

TABLEAU 4

Évolution de la nématofaune après un an de culture de canne à sucre sur défrichement de savane naturelle

(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

Nématodes rencontrés	Couverture végétale		
	Savanes		Canne à sucre (1 an)
Population totale	1 311	2 201	1 367
Libres	630	531	211
Tylenchus	45	19	645
Telotylenchus n. sp.			300
Trophurus n. sp.	108	63	
Pratylenchus n. sp.	528	1 588	211
P/N	0,52	0,76	0,84

3. *Après une culture de banane*

Le précédent bananier a nettement accru qualitativement et quantitativement les espèces phytophages. Le tableau 5 montre une faible présence de *Trophurus* et au contraire une forte population de *Telotylenchus* sur canne à sucre vieille de 5 ans.

TABLEAU 5

Nématofaune associée à une culture de canne à sucre installée depuis 5 ans derrière une bananeraie

(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

Population	782
Libres	169
Tylenchus	88
Trophurus	25
Telotylenchus	331
Pratylenchus	75
M. sphaerocephala	88
Aphelenchus	6

4. *Influence d'une replantation de canne à sucre après une culture de longue date de cette même plante.*

Le tableau 6 montre la destruction de l'équilibre de la structure de la nématofaune causée par l'arrachage et la replantation de la canne à sucre. Le *Meloidogyne* de la vieille culture n'a pu être déterminé en l'absence de femelles dans les racines. Il est probable qu'il se multiplie sur les plantes adventices détruites lors de la reconstitution de la parcelle. La jeune culture, âgée de 7 mois, est fortement infestée par *Pratylenchus* et *Telotylenchus*, toutes deux espèces nouvelles. Le pourcentage de Tylenchides phytophages dans la nématofaune a plus que doublé.

TABLEAU 6

Influence d'une replantation de canne sur la nématofaune en Guadeloupe
(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

	Canne à sucre de 15 ans	Replantation
Population	1 083	1 139
Libres	649	126
Meloidogyne	252	—
Tylenchorhynchus	11	—
Spiralés	82	—
Rotylenchulus	19	—
Macroposthonia	44	50
Paratylenchus	13	—
Aphelenchus	13	—
Tylenchus	—	75
Pratylenchus	—	363
Telotylenchus	—	525
P/N	0,39	0,89

b) *Pangola et savane naturelle.*

Composition de la nématofaune sous pangola en fonction de l'âge de la prairie.

TABLEAU 7

Évolution de la nématofaune avec le vieillissement d'une prairie à pangola en Guadeloupe
(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

	Age de la prairie		
	1 an	2 ans	15 ans
Population	262	953	349
Libres	108	366	35
Tylenchus	13	99	17
Helicotylenchus	58	—	256
Rotylenchus	19	—	—
Tylenchorhynchus	11	—	—
Trophurus	—	476	—
Pratylenchus (sol)	6	12	41
Pratylenchus (racines) par g racines	—	2/3	5/3
Aphelenchus	58	—	—
P/N	0,63	0,62	0,90

Une jeune pâture de pangola héberge une nématofaune plus variée et plus équilibrée qu'une prairie ancienne. Déjà au bout de 2 ans un seul genre de Tylenchide (*Trophurus* n. sp.) domine la faune phytophage. Le même phénomène s'observe sous une pâture de 15 ans où *Helicotylenchus erithrynae* prédomine. Dans une autre prairie de même nature *H. tropicus* est le seul Tylenchide phytophage rencontré dans la rhizosphère de *Digitaria decumbens* et, dans pratiquement tous les cas, *Pratylenchus* spp. est présent dans le sol et les racines. Il est intéressant d'observer que la proportion des Tylenchides augmente avec le vieillissement de la culture. D'une infestation négligeable, on passe en effet assez rapidement à un niveau dangereux dont la nuisance reste cependant à préciser. Remarquons encore que les genres *Trophurus* et *Pratylenchus* proviennent du précédent « savane » (tabl. 8) où ils paraissent endémiques.

TABLEAU 8

Analyse nématologique de deux savanes naturelles de Guadeloupe

(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

	Savane naturelle	
Population	1 311	2 201
Libres	630	531
Tylenchus	45	19
Trophurus n. sp.	108	63
Pratylenchus n. sp. (sol)	528	1 588
Pratylenchus pour 1 g de racines	4	9

c) *Influence de la couverture de* Digitaria decumbens *sur la nématofaune d'une ancienne plantation d'ananas.*

A Capesterre, quatre échantillonnages ont été faits, deux en sol nu, deux dans la culture de pangola.

TABLEAU 9

Influence d'un mulch vert à pangola sur la nématofaune

(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

	Sol nu		Couverture pangola	
Population	330	325	4 029	3 461
Libres	300	310	1 090	1 880
Rotylenchulus	15	15	—	—
Helicotylenchus	15	—	2 700	1 270
Trophurus	—	—	—	260
Pratylenchus (sol)	—	—	180	30
Pratylenchus (racines)	—	—	59	21
$\frac{P}{N}$	0,09	0,05	0,73	0,49

Il apparaît nettement d'après le tableau 9 que la couverture de pangola entretient un réservoir de phytoparasites dangereux. Le taux d'endoparasites y est grave et le rapport P/N pourrait être utilisé pour définir une côte d'alerte en lui adjoignant les déterminations des principales espèces phytophages ecto - et endobiontes.

Par exemple : P/N = 73 p. 100 (*Helicotylenchus* sp., *P. zeae* et *P. brachyurus*).

Une étude plus précise pourrait relier P/N à la nuisance réelle des phytoparasites présents en attribuant une note de 1 à 5 à la vigueur du végétal (système racinaire et aérien), selon le procédé des courbes isopathologiques proposé par C. SCOTTO LA MASSESE (1961).

d) *Nématofaunes d'agrumes d'âges différents.*

La rhizosphère d'un oranger d'un an d'âge, planté après une friche, est analysée et comparée à celle de vieux citrus (d'âge indéterminé) dans une pâture à *D. decumbens*.

Le rapport $\frac{P}{N}$ est évocateur dans ce cas encore. La composition de la nématofaune phytophage est aussi plus variée sous les vieux citrus. Il est cependant possible, au vu des résultats précédents, que la couverture de pangola interfère dans la composition de la nématofaune.

TABLEAU 10

Nématofaune de citrus *d'âges différents*
(Nombre d'individus pour 100 g de sol)

	Jeune citrus	Vieux citrus
Population	134	844
Libres	89	284
Tylenchus	—	296
Tylenchorhynchus	15	—
Spiralés	—	239
Pratylenchus	15	19
Macroposthonia	—	+
Aphelenchus	15	6
Xiphinema	—	+
Longidorus	—	+
P/N	0,33	0,66

III. — MÉTHODE GRAPHIQUE DE COMPARAISON DES STRUCTURES FONCTIONNELLES DES NÉMATOFAUNES DE DIVERS BIOTOPES ET MISE EN ÉVIDENCE DE L'INFLUENCE DE LA CULTURE

Les climatologistes utilisent classiquement une représentation graphique simple pour caractériser la dominance des vents d'une région donnée : la rose de fréquence des vents. PEYRONEL (1956) reprend cette méthode pour montrer l'évolution de la structure des mycocœnoses édaphiques avec la latitude. Il nous a paru intéressant

d'adapter cet outil graphique aux zooccenoses afin de comparer aisément les structures écologiques des nématofaunes de divers biotopes climaciques (ou cultivés) étudiés. La rose de fréquence utilisée ici comporte 4 axes perpendiculaires dont la longueur représente 100 p. 100 (fig. 2). Sur chacun de ces segments nous portons la proportion des nématodes ayant les fonctions écologiques suivantes : phytophages, mycophages, créophages et saprophages.

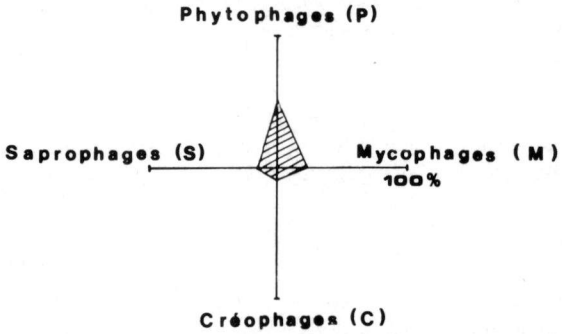


FIG. 2. — *Représentation graphique de la structure fonctionnelle de la nématofaune d'un biotope*

Cet outil graphique a été utilisé ici pour caractériser les stations climaciques tempérées et subtropicales et pour mettre en évidence le déséquilibre de la nématofaune consécutif à la mise en valeur de ces zones naturelles.

A. — *Stations climaciques tempérées et leur mise en culture*

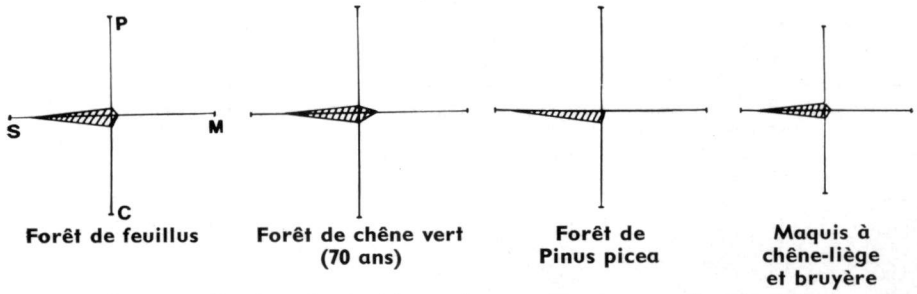


FIG. 3. — *Structures de nématofaunes de zones climaciques en climat tempéré*

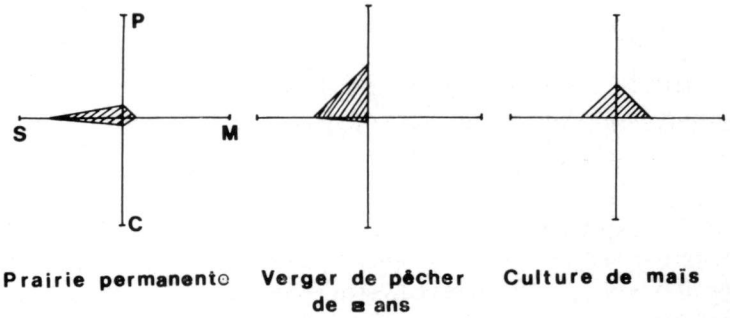


FIG. 4. — *Modifications des équilibres par la mise en culture des zones climaciques en climat tempéré*

B. — *En milieu subtropical guadeloupéen*

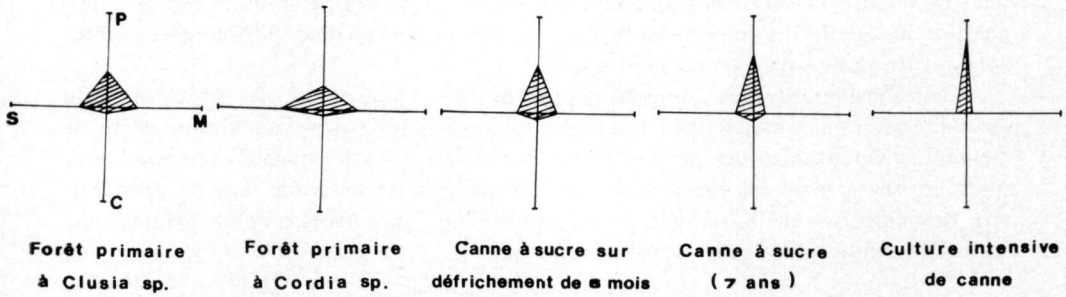


FIG. 5. — *Modifications de la structure de la nématofaune climacique subtropicale par la mise en culture*
(Série Canne à sucre)

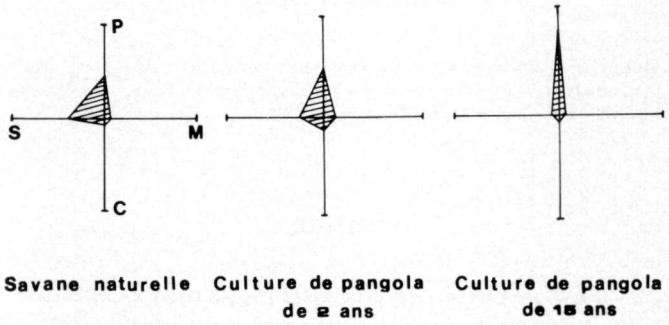


FIG. 6. — *Mise en herbage d'une savane naturelle*
(Série pangola)

Discussion.

En milieu subtropical climacique, où la nématofaune présente une structure plus équilibrée qu'en milieu tempéré, la mise en culture déforme le polygone vers les phytophages, que l'on parte de la forêt primaire vers la canne à sucre, ou, de la savane vers la prairie à pangola.

En milieu climacique tempéré, où les phytophages font pratiquement défaut, les saprophages sont dominants. Une gradation dans l'intensité de la mise en culture est obtenue par la série : prairie permanente (milieu semi naturel), verger ancien stable et une culture annuelle. La déformation du polygone montre l'influence des interventions agronomiques ainsi que leur fréquence sur la destruction de l'équilibre primitif.

IV. — CONCLUSION

Les résultats de cette dernière campagne de prospection nématologique dans les Antilles françaises montrent, si besoin est, que ce chaînon de l'archipel des Caraïbes n'est pas exempt de problèmes phytiâtriques liés aux nématodes phyto-

phages. La transformation progressive de l'agriculture traditionnelle axée sur des productions limitées, implantées sur défriches en une agriculture plus diversifiée, rend nécessaire l'étude des problèmes qui surgiront à bref délai, du fait de la modification des équilibres au sein des biocénoses, par la mise en place de nouvelles plantes hôtes et de nouveaux rythmes culturaux.

Cette étude est une première approche de quelques-uns des problèmes qui existent déjà en Guadeloupe. L'installation prochaine sur place d'une unité de recherches nématologiques permettra de mieux suivre les fluctuations temporelles et spatiales des principales espèces phytophages, d'étudier leur rôle dans la productivité des cultures, de faire prendre conscience de l'importance de la nématologie dans l'économie agricole des Antilles françaises.

Reçu pour publication en avril 1972.

REMERCIEMENTS

Nous remercions bien vivement MM. GALICHET, JEAN-BART et ANAÏS qui ont effectué les prélèvements, DALMASSO qui a identifié certains *Xiphinema*, VOISIN et FRANKOWSKI qui ont réalisé les extractions et la préparation des nématodes.

SUMMARY

NEW DATA ON THE COMPOSITION AND DYNAMICS OF THE NEMATOFAUNA IN FRENCH WEST INDIAN SOILS

The French West Indies (Guadeloupe and Martinique) represent a new sector for nematological research. The Central Laboratory of Nematode Research of Antibes (France) has, for several years, been carrying out a systematic prospection campaign on the phytoparasitic nematofauna of these subtropical biotopes (SCOTTO LA MASSESE, 1969).

Owing to the interest of these preliminary data obtained, new soil samples were taken during the last two years with the precise aims of : compiling the list of main phytophagous species linked to the principle cultures and specifying their range of hosts ; studying the effect on endemic nematodes of cultivating climacic zones.

A graphic method is explained, permitting the nematofauna's structure modification to be followed. Some new species have been discovered in different Tylenchina families. The use of a satisfactory method of extraction (KERMARREC and BERGE, 1972) allowed the quasi-totality of nematodes of all groups to be obtained with excellant fidelity, *sine qua non* conditions for all ecological studies.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DALMASSO A., 1967. Description du mâle de *Longidorus laevicapitatus* (WILLIAMS, 1959). Nematoda-Dorylaimina parasite de la canne à sucre aux Antilles. *Ann. Épiphyt.*, **18**, 3, 313-316.

DALMASSO A., 1969. Étude anatomique et taxonomique des genres *Xiphinema*, *Longidorus* et *Paralongidorus*. *Mém. Mus. Hist. Nat.*, Paris, Série A Zoologie, T LXI, **2**, 33-82.

KERMARREC A., 1971. Analyse d'une agrobiocénose : la faune des composts à champignon de couches *Agaricus bisporus* LANGE. *Étude approfondie de la nématofaune et de ses relations avec les autres organismes du biotope : essai de lutte biologique à l'aide d'hyphomycètes prédateurs*. Thèse Ing. Docteur Fac. Sci. et Tech. Languedoc, Montpellier, 110 pp. (ronéo).

MAAS P. W. T., 1969. Two important cases of nematode infestation in Surinam. *In Nematode of Tropical Crops, C. A. B. Techn. Comm.* n^e 40. Éd. J. E. Peachey, pp. 149-154.

PEYRONNEL B., 1956. Caractérisation des mycocœnoses de climats et de milieux divers et nouvelle méthode pour les représenter graphiquement. *VI^e Congr. Inter. Sci. Sol*, Paris, C 3, 8.

ROMAN J., 1965. Nematodes of Puerto Rico, the genus *Helicotylenchus* STEINER, 1945 (Nematoda : Hoplolaiminae). *University of Puerto Rico, Agricultural Experiment Station, Tech. paper*, **41**, 23 p.

SCOTTO LA MASSESE C., 1961. Aperçu sur les problèmes posés par les nématodes phytoparasites en Algérie. *Les Nématodes*, Paris, A. C. T. A., pp. 83-109.

SCOTTO LA MASSESE C., 1969. The principal plant nematodes of crops in the French West Indies. *In Nematode of Tropical Crops, C. A. B. Techn. Comm.* n° 40, Éd. J. E. Peachey, pp. 164-183.

SHER S. A., 1963. Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). IV. *Peltamigratus* n. gen. *Nematologica*, **9**, 455-467.

TARJAN A. C., 1967. Some plant nematode genera associated with citrus and other crops in Costa Rico and Panama. *Turrialba*, **17**, 3, 280-283.

WILLIAMS J. R., 1969. Nematodes attacking sugar cane. *In Nematode of Tropical Crops. Tech. Comun. Commonw. Bur. Helminth* n° 40, pp. 184-203.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 529-536.

CONTRIBUTION A L'APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE DE L'ÉTUDE DES BIOCÉNOSES

I. — Vers l'analyse quantitative globale des prairies

M. B. BOUCHÉ

Station de Recherches sur la Faune du Sol,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
21 - Dijon

RÉSUMÉ

Les problèmes liés à l'acquisition des données au niveau d'une biocénose sont sommairement abordés. L'évolution actuelle de ces études permet de prévoir un important développement technologique. Une technique, qui sera détaillée dans la deuxième partie, est présentée dans ce contexte ; son intérêt est discuté en tenant compte des méthodes générales d'acquisition des informations.

I. — INTRODUCTION

L'écologie est une science qui se dégage peu à peu de l'histoire naturelle, non seulement par ses aspects théoriques, mais aussi par son abord méthodologique des problèmes : cette science met actuellement en œuvre, dans les différents champs d'action qui lui sont propres, des procédés originaux. On assiste peu à peu à la naissance d'un « génie écologique ».

Cet article, rédigé en septembre 1970, constitue l'introduction d'une série de notes relatives à ces problèmes de génie écologique, en particulier vis-à-vis de ceux appliqués à la prairie permanente ou naturelle.

II. — PROBLÈMES GÉNÉRAUX

Les moyens analytiques modernes, que ce soit au niveau de l'acquisition des informations ou au stade du traitement de celles-ci, modifient les possibilités des recherches dans les milieux naturels et, par là, augmentent les résultats concrets de ces travaux.

Dans l'étude des phénomènes naturels, un dilemme, longtemps insoluble, se posait aux chercheurs : ou développer des études descriptives en limitant les conclusions aux faits découlant directement de l'observation, ou expérimenter dans des conditions d'autant plus artificielles que le travail visait à analyser un élément avec précision. La rigueur de l'expérimentation paraissait inconciliable avec la compréhension des phénomènes au niveau complexe de la nature et les résultats obtenus au laboratoire difficilement transposables dans le contexte naturel. Ces deux modes d'études permettront d'augmenter encore longtemps le champ de nos connaissances, mais, par leur limitation, ils freinent le progrès dans certaines voies de recherches importantes. Ainsi, dans le domaine agronomique, c'est en conditions artificielles que les résultats les plus spectaculaires ont été obtenus (par exemple : sélection génétique, élevage de volailles, culture en serres).

C'est aujourd'hui un lieu commun que de constater les profondes difficultés qui résultent de certaines conséquences du progrès technique. L'homme, pour s'abriter des aléas écologiques, s'est peu à peu affranchi de la nature en la modifiant plus ou moins profondément à son profit. L'accélération considérable de cette forme de progrès, en nous écartant de notre milieu normal, a fait surgir de nouvelles difficultés résultant du divorce apparent entre nos aspirations et nos besoins biologiques.

Du fait même de leur urgence, ces problèmes ont été abordés dans diverses directions (Programme biologique international, Aménagement du Territoire, etc.) et semblent devenir solubles.

III. — ÉVOLUTION DES MÉTHODES

Le progrès technique permet de suivre dans des conditions naturelles ou subnaturelles un nombre de facteurs toujours plus grand. L'étude simultanée et en continu de ces facteurs et de leurs interactions est rendue possible grâce au développement de traitements mathématiques élaborés, utilisant les ordinateurs. L'analyse des interactions entre les composants d'un milieu, travail d'écologiste par excellence, pose évidemment des problèmes délicats, mais ceux-ci ne sont plus insolubles ; les résultats d'une telle acquisition de connaissances devraient permettre de mieux prévoir les effets à court et long termes des actions humaines sur ces milieux.

Nous pouvons enregistrer ou mesurer plusieurs paramètres et analyser les résultats de divers points de vue, la nature faisant varier constamment de nombreux facteurs, il est possible au cours d'un même travail, — et ce d'autant plus qu'il est complet — de tirer des conclusions dans de multiples domaines. A l'expérimentation enregistrant l'action d'un facteur sur quelques variables prises *a priori* comme éléments de référence se substitue une étude multivariable où tous les facteurs peuvent être pris tour à tour comme cause ou effet, sans élimination préalable de certains d'entre eux et sans tri subjectif de ce qui est " important ". Dans ce cas les limites analytiques apparaissent à deux niveaux : d'une part, lors de la mise en place du programme d'étude très complexe nécessitant un effort d'organisation et un développement technologique concerté réel, et d'autre part, dans l'élaboration des méthodes mathématiques d'analyses.

L'acquisition des données doit se faire si possible en utilisant des capteurs permettant l'accumulation directe et en continu de l'expression des facteurs pris en considération. Nous avons les moyens techniques de suivre un très grand nombre de caractéristiques physico-chimiques ; il y a déjà de belles réalisations dans ce domaine (par exemple : EKHARDT, 1966). Mais les champs d'application de ces méthodes sont encore très limités dans les recherches d'écologie fonctionnelle ; un effort particulier sur le plan technologique est nécessaire afin de réduire les difficultés humaines et matérielles de l'acquisition des données. La perspective actuelle du développement des ordinateurs, en donnant aux biologistes de grandes possibilités analytiques, a pour corollaire l'organisation de programmes authentiquement intégrés : la seule préparation théorique et pratique de ces programmes nécessitera plusieurs années.

C'est dans cette perspective qu'un appareil permettant l'acquisition de certaines données est décrit dans la deuxième partie. Cet appareil trie par tamisage les éléments endogés ou épigés, prélevés dans une biocénose, au-dessus de certaines dimensions préalablement choisies. Cette opération présente de nombreuses difficultés, mais elle permet d'obtenir les informations relatives aux quantités végétales et animales réelles qui concourent au fonctionnement de l'écosystème.

IV. — LES TYPES DE MESURES

L'idéal est de réussir à obtenir des mesures à la fois *quantitatives* et *continues*, c'est-à-dire celles qui nous donnent à tout instant la valeur du facteur considéré (exemple : enregistrement de la température). Mais presque toujours les mesures sont discontinues, les lectures étant séparées par des intervalles de temps très variables, une extrapolation permettant d'obtenir une image de la dynamique du phénomène.

Remarquons que cette discontinuité dans le temps s'observe également dans l'espace et que l'on est généralement conduit à effectuer les mesures sur plusieurs emplacements (parfois réduits à l'unité) qui constituent les bases d'une certaine intégration des résultats. Cette intégration peut être assurée soit au niveau de la lecture, telle l'intégration thermique de MACFADYEN (1956), soit lors des calculs. Ces caractéristiques d'espace et de temps au niveau du « prélèvement » du facteur sont très importantes : il y a une certaine « médiation spatiale » au niveau du bulbe d'un thermomètre à mercure ou au niveau d'un prélèvement au biocénomètre.

Certaines mesures sont obtenues indirectement, soit que l'on soit contraint d'effectuer ces mesures hors du contexte naturel, soit que la méthode de lecture apporte de façon déterminante ses propres limitations, telles, celle faite avec l'appareil de Berlèse dont l'analyse a été récemment publiée (VANNIER, 1970) ou celle fournie par le filet-fauchoir (LAMOTTE et coll, 1969). Ces approches indirectes ne seront pas abordées ici car elles peuvent être considérées comme des méthodes transitoires applicables seulement en l'absence de procédés mieux adaptés ; les dilemmes d'interprétation qu'elles introduisent ont été souvent discutés, notamment par MACFADYEN (1966).

Pour les études de populations, deux approches complémentaires se développent généralement : l'étude quantitative et dynamique et l'analyse fonctionnelle. Ces analyses fonctionnelles n'envisagent souvent qu'un seul aspect du rôle d'une popula-

tion (production de grains d'un champ de blé, défoliation entraînée par un phyllophage, etc.). Au contraire, d'autres recherches s'efforcent de dresser un bilan global de tous les rôles des populations vivant dans un milieu ; cette dernière approche, à la fois plus complexe et plus féconde, fait appel à une très grande variété de moyens, MACFADYEN (1966) et OLSON (1968).

Il faut remarquer que l'étude d'un élément et de l'effet de cet élément d'un certain point de vue est une position d'analyse fort peu satisfaisante dans le milieu naturel, surtout s'il est en équilibre biologique (prairie permanente, forêt) ; les éléments de ce milieu, interagissant entre eux, peuvent tour à tour être considérés comme objet central de l'étude ou au contraire comme facteur du milieu. Ainsi, du point de vue pédologique, les vers de terre sont des facteurs du milieu agissant sur le sol et intervenant dans la pédogenèse, la caractérisation des types d'humus, etc. ; du point de vue zoologique, le sol agit sur le niveau et la composition des peuplements de vers ; du point de vue botanique, les processus de libération des éléments biogènes, accélérés par les vers de terre, sont des facteurs du milieu, mais réciproquement pour le zoologiste les plantes constituent la source alimentaire des animaux ; etc. La limitation de l'étude à une seule catégorie des éléments du milieu est un facteur positif par l'utilisation meilleure des compétences du spécialiste et un élément d'inefficacité par les limitations d'interprétation qu'il entraîne. L'augmentation du nombre et des types de mesures permet d'accroître les possibilités analytiques de chacune d'entre elles. Mais cette augmentation est évidemment matériellement et humainement limitée ; par conséquent, dans tous les domaines de recherches où cette démarche d'analyse polyfactorielle au niveau naturel est indispensable, l'avenir semble résider dans le progrès technologique qui permettrait, avec des moyens matériel et humain quantitativement (mais non qualitativement) équivalents, d'obtenir des observations plus complètes donc des conclusions plus précises.

V. — LES VOIES D'ACQUISITION DES MESURES (voir figure)

Différents schémas de la démarche du travail d'acquisition des données peuvent être suivis ; l'idéal est d'obtenir directement l'introduction de l'événement naturel dans le système d'analyse. Mais généralement cet idéal est loin d'être atteint et de nombreuses étapes intermédiaires doivent être introduites.

A. — *La voie directe*

Dans ce cas la mesure est prise directement à partir du phénomène que l'on désire étudier et introduite dans l'ensemble électronique d'analyses. Ceci est applicable aux facteurs simples de nature physico-chimique. Par exemple, la température peut être mesurée par l'une de ses conséquences (variation de résistivité d'un conducteur) et cette information être introduite sans perte et sans intervention humaine dans l'unité d'analyse (par bandes magnétiques par exemple). Le fait d'avoir en réserve la totalité de l'information est très précieux, car elle permet à tout moment d'étudier un nouvel aspect du paramètre.

Grandeurs mesurées			Capture	Transport	Elaboration	Analyse
Température	+2m −5cm −20cm −50cm −100cm					
Hygrometrie	+2m					
Pluviometrie						
Végétation	feuilles	au dessus du sol				
	racines					
Macrofaune	Lombricides	0 à −20cm				
	Mollusques					
	Myriapodes	-20 à -40cm				
	Insectes					
	etc ...	-40 à -60cm				
Minéraux	cailloux					
Lombricides et Mollusques (en partie)						

FIG. 1. — *Chaîne des opérations permettant l'acquisition des données relatives à la biocénose*

Les études modernes des biocénoses mettent évidemment largement en œuvre cette voie directe et le rôle de l'écologiste revient presque toujours à développer, en les adaptant, des procédés déjà utilisés dans d'autres disciplines. Les problèmes pratiques seront ici essentiellement d'ordre technologique (IDRAC, 1968).

B. — *La voie indirecte*

Très souvent, et particulièrement dans le domaine biologique, l'acquisition des données doit, même dans les voies techniquement évoluées, passer par une ou plusieurs étapes de travail humain. Par exemple, la détermination des espèces végétales ou animales d'un milieu ne peut se faire de façon automatique. Néanmoins, de très sérieux progrès peuvent être effectués dans les domaines où l'intervention humaine n'est pas rigoureusement indispensable ; mais ces progrès, pour être eux-mêmes réalisés, doivent faire appel à une innovation technique et à des moyens de recherches propres à ce domaine technologique qui constitue un investissement en moyens dont la justification doit être approfondie.

1° Ils doivent s'appliquer à des problèmes suffisamment généraux pour pouvoir justifier l'investissement initial.

2° Ils doivent tendre à s'intégrer dans l'ensemble des autres progrès technologiques, et tout particulièrement dans les modes de traitement des données par ordinateur.

3° Ils doivent être réservés à tous les cas où une approche plus simple est impossible. Ainsi en écologie, l'analyse autécologique sera souvent abordable avec des moyens d'étude biologique relativement peu spécialisés.

VI. — L'ANALYSE QUANTITATIVE DISCONTINUE DES ÉLÉMENTS BIOLOGIQUES DE LA BIOCÉNOSE PRAIRIALE DE CÎTEAUX

A. — *Position du problème*

Ayant été chargé, en 1964, de l'étude des oligochètes terricoles (vers de terre, *Enchytraeidae*, etc.) dans le cadre de l'I. N. R. A., un des premiers sujets retenus a porté sur la recherche d'une meilleure définition des rôles économique et écologique de cette faune. En effet, les nombreux travaux, qui, depuis DARWIN (1881) et STÖCKLI (1928), insistent sur l'importance du groupe, ne peuvent, de par la diversité des approches être aisément utilisés et surtout composer un ensemble cohérent qui pourrait convaincre le non spécialiste.

Le rôle des vers de terre ne peut être établi que dans une étude synécologique car ces animaux affectent et dépendent à la fois du sol, du climat, de la végétation et de quelques autres composants faunistiques. Rappelons que, par leur importance quantitative, ils marquent profondément la nature du milieu où ils se trouvent. Il y a très fréquemment plus d'une tonne de vers de terre à l'hectare (en poids frais) et leur biomasse, dans la plupart des milieux tempérés, est la principale du monde animal ; elle est même souvent supérieure à l'ensemble des autres animaux. Ils consti-

tuent, avec les plantes et les micro-organismes, les trois composants dominants stables d'un écosystème sous nos climats. Cette stabilité a pour conséquence de pouvoir les relier, au niveau d'un échantillon, aux autres éléments eux-mêmes liés à cet échantillon. La présence d'un ver de terre dans une localité n'est pas fortuite, ou conséquente de quelque comportement accidentel, mais dépend bien des caractéristiques du milieu de prélèvement.

B. — *Aperçu sur le programme de Cîteaux*

Afin de répondre aux questions posées ci-dessus et compte tenu des moyens disponibles, il est apparu nécessaire d'aborder ce problème dans un milieu économiquement important et dans un site écologiquement stable ; cette stabilité permet d'étaler dans le temps les différentes études nécessaires. Une véritable recherche intégrée n'était pas possible pour de multiples raisons, seule une partie des moyens d'une station ayant été orientée sur ce sujet et une longue période d'études techniques préalables s'avérant indispensable, car le problème abordé était relativement original.

J'ai retenu une prairie permanente qui reçoit depuis la moitié du XIX^{e} siècle le même traitement (alternance annuelle de fauches et de pâture). Par ailleurs, elle offre l'avantage de sa relative accessibilité par rapport à la forêt et de sa grande stabilité vis-à-vis des cultures sarclées. Afin d'étudier les vers de terre, nous avons construit un prototype assurant le lavage-tamissage du sol qui permet de recueillir les cocons et les animaux. En outre cet appareil donne le moyen d'acquérir de nombreuses autres informations sur le milieu étudié et il peut être considéré comme un élément technique permettant d'extraire du sol des éléments vivants ou inertes supérieurs à une certaine taille (= vide de la maille choisie). Il donne notamment des renseignements sur le milieu herbacé aérien, les racines et les composants de la macrofaune. Cette analyse de base est évidemment peu à peu complétée par d'autres études (éthologie, respirométrie, etc.).

C. — *Les étapes du travail*

Dans la chaîne des opérations permettant l'acquisition des données relatives à la biocénose, il faut distinguer :

1° Le prélèvement de l'échantillon.
Celui-ci peut être un volume connu de sol, dans un horizon préalablement choisi, ou une fraction de végétation (aérienne, souterraine). Nous avons, pour notre problème, retenu des échantillons-unités de sol de 0,1 m^{2} et d'une hauteur de 20 cm, comprenant, pour certains échantillons, la flore épigée.

2° Le transport des éléments au laboratoire.

3° Le pré-traitement qui a pour objet d'arrêter l'ensemble des activités biologiques et d'assurer la dispersion des colloïdes du sol.

4° L'extraction par le lavage-tamisage, avec la machine décrite dans la deuxième note de cette série.

5° Le tri qui peut être manuel, accompagné ou non de certains artifices (prétri).

6° Les résultats sont portés sur fiches perforées et sont traitables sur ordinateur.

Les étapes de ce travail peuvent comporter plusieurs causes d'erreurs, au niveau du prélèvement, de l'extraction et des identifications.

Au niveau du prélèvement, les difficultés relèvent des problèmes d'échantillonnage, de la nature discontinue des mesures et de la manipulation elle-même. Des travaux en cours au laboratoire pour réduire ces difficultés et perfectionner le tri devraient permettre, à leur achèvement, de rendre ces éléments négligeables. La discontinuité des mesures deviendra d'autant plus faible que l'ensemble de la procédure d'acquisition des données sera perfectionné.

Au niveau de l'extraction des éléments du sol, étape particulièrement délicate, nous avons obtenu un rendement idéal en évitant les pertes de l'échantillon. Un tel résultat est à opposer aux méthodes sélectives souvent employées en zoologie du sol ; ces méthodes sélectives n'en restent pas moins un excellent moyen d'étude du comportement de la faune, comme je l'ai illustré récemment pour les *Enchytraeidae* (Bouché, 1969) et comme cela été démontré pour les microarthropodes du sol (Vannier, 1970).

Le pré-tri du matériel récolté après lavage a été tenté à diverses reprises en utilisant les procédés physiques ayant trait à la mouillabilité, la lévigation, la flottation et le tri mécanique, mais ces divers procédés ne nous ont jamais *totalement* donné satisfaction, notamment du fait de l'étroite intrication des éléments animaux, végétaux et minéraux.

Il faut remarquer qu'un procédé mécanique efficace requiert des moyens importants mais présente des rendements d'extraction excellents. Il serait donc désavantageux d'adjoindre à un procédé sûr une étape ne donnant plus que des résultats partiels ou des rendements incertains.

En l'état actuel, un tri en milieu aqueux fait suite à l'extraction et permet de séparer :

— la fraction minérale (cailloux),
— les végétaux,
— les vers de terre et leurs cocons,
— les autres éléments de la macrofaune (larves d'insectes : *Elateridae, Carabidae, Bibionidae,* limaces).

Les végétaux, faute d'un travail spécialisé associé au nôtre, ne font pas l'objet d'une analyse détaillée mais je note, avec les spécialistes de ces questions (Mac Queen, 1966 et Lieth, 1968), que la méthode de lavage du sol reste une des meilleures méthodes d'approche des biomasses végétales endogées (Kotanska, 1967 *a*, 1967 *b*). En tout état de cause, l'objet des recherches quantitatives végétales reste essentiellement orienté sur la description numérique de la végétation et beaucoup plus rarement sur les études pondérales, comme le traduit la récente mise au point de Gounot (1970).

La dernière cause importante d'erreurs, les identifications du matériel biologique, peut être réduite par une connaissance générale et approfondie de l'ensemble de la faune et de la flore de la région concernée, et par une grande expérience d'interprétation des différents états ou stades de développement des groupes étudiés : les déterminations exigent une assise systématique sérieuse préalable aux travaux écologiques quantitatifs.

L'analyse quantitative globale d'une biocénose prairiale semble aujourd'hui

possible aux niveaux épigé et endogé, moyennant quelques progrès technologiques futurs, particulièrement en microbiologie. La technique que nous présentons en deuxième partie peut contribuer à la solution de ces problèmes méthodologiques.

Reçu pour publication en avril 1972.

SUMMARY

CONTRIBUTION TOWARDS THE METHODOLOGICAL APPROACH OF THE STUDY OF BIOCENOSES.

I. — TOWARDS GLOBAL QUANTITATIVE ANALYSIS OF GRASSLAND

The problems connected with obtaining data at biocenose level are briefly approached. The current evolution of these studies permits an important technological development to be foreseen. A technique, which will be related in detail in the second part, is presented in this context ; its advantages are discussed, taking into consideration general methods of obtaining information.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bouché M.-B., 1969. L'échantillonnage des peuplements d'oligochètes terricoles. *In* : Lamotte et Bourlière, *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, éd. Masson et C^ie^, Paris, 273-287.

Darwin C., 1881 (traduit en 1882). *Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale*, éd. Reinwald, Paris, 1-257.

Eckardt F. E., 1966. Le principe de la soufflerie climatisée appliquée à l'étude des échanges gazeux de la couverture végétale. *Oekol. plant.*, **1**, 369-400.

Gounot M., 1969. *Méthodes d'études quantitatives de la végétation*, éd. Masson et C^ie^, Paris, 1-314.

Idrac J., 1968. Caractéristiques d'une chaîne de mesures. *In* : Ekhardt, *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire*, éd. U. N. E. S. C. O., Paris, 151-172.

Kotanska M., 1967 *a*. Terenowe metody badania organow podzumnych roslin. *Ekol. Polska* (Ser B), **13**, 3, 249-264.

Kotanska M., 1967 *b*. Biomass dynamics of underground plant organs in Some Grassland Communities of the Ojiow national park. *Bull. Acad. Polon. Sci.*, **15**, 10, 625-631.

Lamotte M., Gillon Y., Ricou G., 1969. L'échantillonnage quantitatif des peuplements d'invertébrés en milieux herbacés. In : Lamotte et Bourlière, *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, éd. Masson et C^ie^, Paris, 7-54.

Lieth H., 1968. The determination of plant dry matter production with special emphasis on the underground part. *In* : Ekhardt, *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire*, éd. U. N. E. S. C. O., Paris, 179-189.

Mac Queen D. R., 1966. *La répartition quantitative des racines absorbantes de pin sylvestre et de hêtre d'une série évolutive naturelle en Margeride* (Massif central), éd. C. E. P. E.-C. N. R. S., Montpellier, document n° 27, 1-163.

Macfadyen A., 1956. The use of a temperature integrator in the study of soil temperature. *Oikos*, **7**, 1, 56-81.

Macfadyen A., 1966. Les méthodes d'études de la productivité des invertébrés dans les écosystèmes terrestres. *La Terre et la Vie*, **113**, 4, 361-392.

Olson J. S., 1968. Use of tracer techniques for the study of biochemical cycles. *In* : Ekhardt, *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire*, éd. U. N. E. S. C. O., Paris, 271-288.

Stöckli A., 1928. Studien über den Einfluss des Regenswurms auf die Beschaffenheit des Bodens. *Landw. J. Schweiz*, **42**, 1-121.

Vannier G., 1970. Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. In : *Les microarthropodes et l'état hydrique du sol*, éd. C. N. R. S., Paris, 25-258.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 537-544.

CONTRIBUTION A L'APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE DE L'ÉTUDE DES BIOCÉNOSES

II. — L'EXTRACTION DES MACROÉLÉMENTS DU SOL PAR LAVAGE-TAMISAGE

M. B. BOUCHÉ et M. BEUGNOT

Station de Recherches sur la Faune du Sol,
Centre de Recherches I. N. R. A.,
21034 Dijon Cedex.

RÉSUMÉ

Une technique permettant l'extraction des éléments contenus dans un échantillon de sol (herbacé ou non) est décrite. Elle s'appuie sur un procédé de lavage-tamisage et se distingue des autres techniques par la nature du prétraitement, la dispersion mécanique des éléments et l'automatisation des opérations. Son efficacité ne dépend que de la valeur de l'échantillon prélevé.

I. — DESCRIPTION DE LA MACHINE

1. 1. — *Choix du procédé*

La machine à laver, que nous avons réalisée en 1966 dans notre laboratoire, a pour objet d'extraire du sol les divers éléments d'une taille supérieure à 0,6 mm en éliminant les sables, l'argile, le limon, etc., de taille inférieure. Ce choix dépend du diamètre du plus petit cocon de vers de terre connu (*Eiseniella tetraedra* : $\varnothing = 1{,}8$ mm).

Le lavage du sol, dans un tamis agité dans une masse d'eau constamment renouvelée, est apparu comme étant la meilleure méthode ; compte tenu des importants volumes à traiter (0,320 m^3 de terre/jour) pour obtenir un échantillonnage suffisant des vers de terre ; cette opération devait se faire par des moyens mécanisés et si possible automatisés.

VANNIER (1970) a récemment présenté une synthèse des techniques d'extraction des arthropodes du sol et a énoncé les limitations des méthodes mécaniques

(= méthodes physiques, BOUCHÉ, 1969). Ces limitations tiennent, d'après cet auteur, aux concentrations successives qui entraînent des pertes d'animaux, à la difficulté de reconnaître les animaux morts ou vivants avant les prélèvements et au traitement brutal souvent provoqué par les méthodes mécaniques.

Notre expérience des lavages des microarthropodes, par la méthode du laboratoire de faune du sol (d'AGUILAR, BÉNARD et BESSARD, 1957) que nous avons longuement pratiquée, nous permet de douter de la validité du défaut signalé, relatif à la destruction des microarthropodes pendant le lavage. En effet, si quelques animaux sont bien extraits manifestement blessés, cela découle vraisemblablement des manipulations *avant lavage* ; un phénomène de protection laminaire du liquide semblant éviter qu'un animal soit directement projeté le long d'une paroi ; seul, peut-être, le passage forcé à travers le tamis peut produire quelques destructions.

Nous avons adopté une méthode de lavage-tamisage qui élimine toute possibilité de perte des animaux, ceux-ci ne subissant aucun transfert. N'ayant pas obtenu des rendements de concentration entièrement satisfaisants par des méthodes de flottation ou de lévigation, nous avons éliminé celles-ci du protocole de traitement. La densité des éléments biologiques, et singulièrement des vers de terre, est fort variable en fonction du contenu du tube digestif et de la nature des sols ingérés par ces animaux ; elle est fréquemment très supérieure à celle des liquides de séparation classiquement utilisés (solutions aqueuses de sulfate de magnésium ou de bromure de potassium). Par ailleurs, les procédés de lévigation ne donnent pas totalement satisfaction du fait de l'accrochage des divers éléments entre eux.

La distinction des animaux morts avant les prélèvements ne se pose pas au niveau de la macrofaune dont les éléments se décomposent très rapidement dans le sol.

L'extraction des éléments du sol est précédée d'un prétraitement chimique qui a deux objectifs : assurer la dispersion des colloïdes, d'une part, et durcir les éléments biologiques pour prévenir toute décomposition, d'autre part. Nous allons d'abord décrire la machine de lavage-tamisage du sol et ensuite les processus de son utilisation.

1. 2. — *Plan général* (fig. 1)

L'appareil se compose :

1° D'un entonnoir de chargement muni d'une grille à gros orifices (vide des mailles : 2 cm × 2 cm) permettant d'éclater les éléments trop grossiers et d'éliminer les gros cailloux, les branches d'arbres, etc. Cet entonnoir mobile est relevé lorsqu'il a rempli son rôle.

2° De quatre « paniers » fixés autour d'un axe ; ces quatre récipients reçoivent tour à tour la terre passée à travers l'entonnoir ; ils sont munis d'une toile métallique assurant l'élimination du sol pendant le lavage-tamisage.

3° D'un bac normalement rempli de 0,6 m³ d'eau, dans lequel tournent les quatre paniers ; cette eau, constamment renouvelée, est maintenue à niveau fixe.

4° D'un chariot de décantation par lequel passe l'eau quittant le bac et dans lequel se déposent les éléments " lourds " du sol (sable, limon) éliminés par le lavage.

5° D'un dispositif mécanique composé d'un moteur, d'un réducteur-variateur

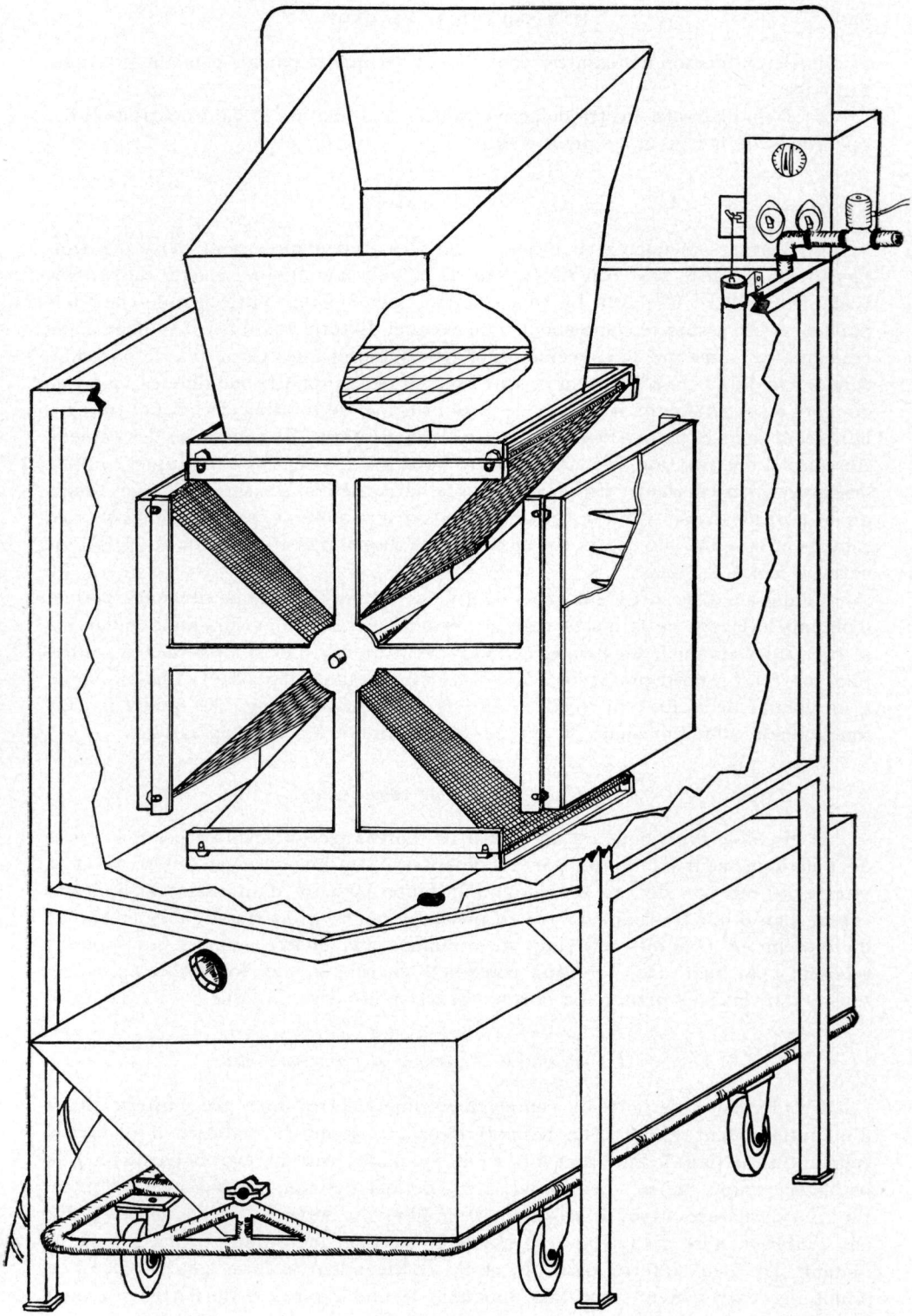


FIG. 1. — *Machine de lavage-tamisage du sol*

et d'une transmission qui assure le mouvement des quatre paniers pendant le lavage-tamisage.

6° D'un dispositif électrique permettant la coordination et l'automatisation des opérations de lavage et de débit d'eau.

1. 3. — *Les paniers*

Ce sont des récipients en forme de prismes triangulaires dont deux des trois faces rectangulaires sont constituées par de la toile métallique en acier inoxydable (vide des mailles : 610 μm). La troisième face rectangulaire fait office de couvercle par lequel est assuré le chargement d'un volume de terre (20 dm^3). Les deux faces triangulaires, ainsi que le couvercle, sont fabriqués dans des panneaux de polychlorure de vinyl de 1 cm d'épaisseur et sont fixés sur deux supports métalliques, en forme de croix de Saint-André, solidaires de l'axe principal de rotation. Des dents triangulaires sont soudées perpendiculairement sur la face interne des couvercles des paniers. Au cours d'une rotation, la masse de terre vient successivement s'imbriquer, puis se désagréger, sur ces dents. En position haute, la matière en lavage se dégage, tandis qu'en position basse, elle est empalée dans cet ensemble de 26 dents disposées en 4 rangs et en quinconce. Lors des mouvements ascendants et descendants, le sol est entraîné entre les dents.

Ce double dispositif, deux faces de grillage et une face munie de dents, permet d'obtenir le lavage de la masse végétale, étroitement mêlée au sol, qui a tendance à se constituer en une boule homogène (nous avons dû modifier la forme de ces paniers plusieurs fois sur notre prototype avant d'avoir un résultat satisfaisant). Chaque panier a un volume de 26 dm^3 ; il reçoit 20 dm^3 de sol à chaque lavage (les quatre paniers fonctionnant simultanément, 80 dm^3 de sol sont traités à chaque opération).

1. 4. — *L'ensemble mécanique*

L'ensemble mécanique est animé par un moteur (380 V, triphasé) dont la durée de fonctionnement est limitée par une minuterie ; sa puissance est de 370 W et sa vitesse de rotation de 750 tours/mn. Par l'intermédiaire d'un variateur-multiplicateur, puis d'une transmission démultiplicatrice par courroie trapézoïdale, le travail du moteur est transmis aux supports communs aux quatre paniers. Ces supports reposent, par leur axe, sur deux coussinets en céloron qui doivent être changés tous les 300 lavages environ, en raison de l'action abrasive du sable.

1. 5. — *La régulation électrique et l'automatisation*

Un dispositif de flotteurs commandant une électrovanne, par l'intermédiaire d'un interrupteur (G) et d'un temporisateur (J), assure le maintien d'un niveau constant d'eau dans le bac ; au cours du lavage un flot continu évacue par le fond du bac l'eau chargée de sol. Le temporisateur permet d'éviter une succession d'interruptions-fermetures dans la position d'équilibre du flotteur. Une minuterie (E), par l'intermédiaire d'un relai (H), assure le passage du courant triphasé vers le moteur (D). Deux interrupteurs (F_1 et F_2) commandent la mise hors circuit de la minuterie et du moteur ; une cale, bloquant le bras de leviers du flotteur, permet

d'arrêter le débit de l'eau et de dissocier les différentes fonctions, notamment lors du remplissage de la machine à laver. Après avoir effectué le plein d'eau et de terre, l'opérateur peut se consacrer à une autre activité pendant la période de lavage.

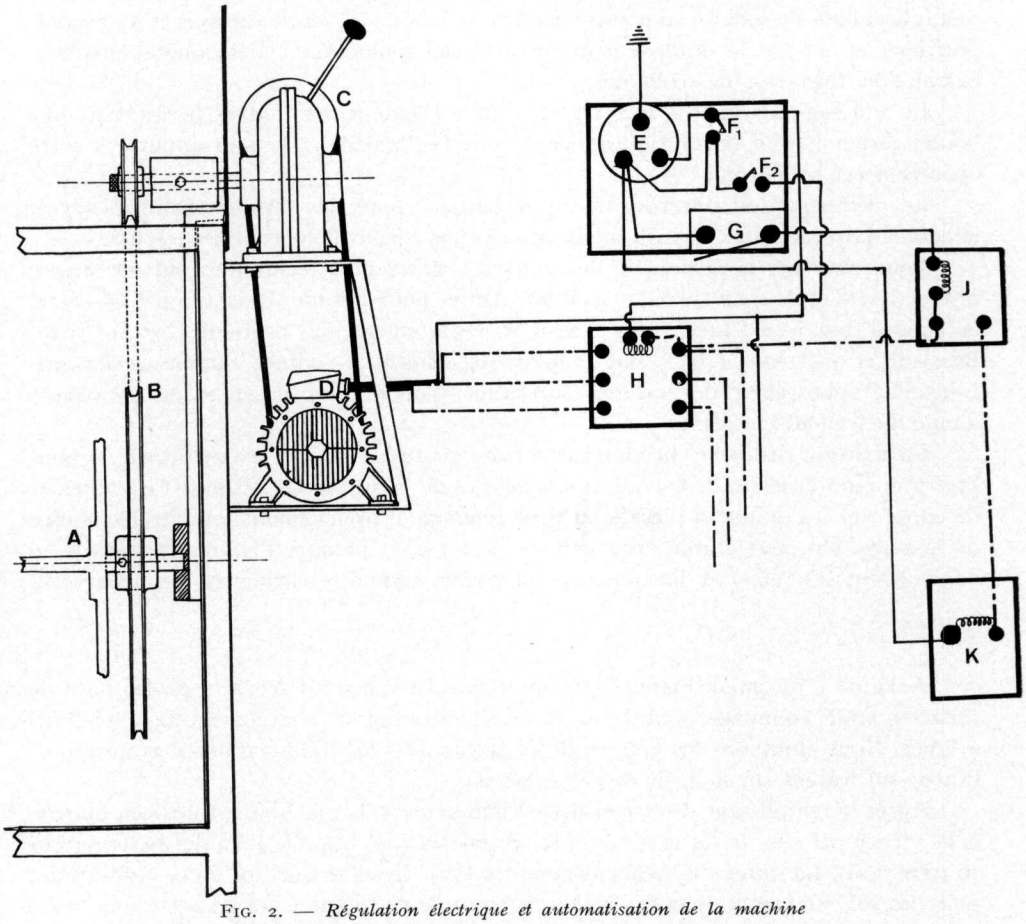


FIG. 2. — *Régulation électrique et automatisation de la machine*

A. Support des paniers de lavage
B. Poulies et courroie d'entraînement
C. Réducteur variable
D. Moteur
E. Minuterie
F. Interrupteurs
G. Interrupteur par flotteur
H. Relais
J. Temporisateur
K. Électrovanne

II. — LES ÉTAPES DU TRAVAIL

2. 1. — *Le prélèvement de sol*

Chaque semaine, nous assurons le prélèvement à la bêche de 16 échantillons, de 0,1 m² de surface sur 20 cm de haut (20 dm³), provenant de quatre fosses de 60 cm de profondeur (technique physique) et que quatre prélèvements de 20 cm de profondeur (technique physico-éthologique). Chaque échantillon est transporté isolément dans un bac de 40 litres.

2. 2. — *Le trempage*

Au laboratoire, chaque bac reçoit un volume d'eau permettant de noyer la terre, un litre de formol du commerce (à 30 p. 100 de formaldéhyde) et 100 cm³ d'hexamétaphosphate de sodium en poudre. Le formol bloque les fermentations et les décompositions et assure le durcissement du matériel biologique ; l'hexamétaphosphate entraîne la dispersion des colloïdes.

Le brassage manuel de la terre et le morcellement des mottes permettent une bonne dispersion de la solution aqueuse dans l'échantillon ; le soin apporté à cette opération est primordial.

Le trempage doit durer au moins 48 heures ; pour des raisons pratiques (cycle hebdomadaire de notre travail), nous laissons nos échantillons tremper 8 jours.

Pour effectuer la dispersion des agrégats, différentes techniques ont été préconisées. SALT et HOLLICK (1944) avaient utilisé, pour l'étude de larves d'*Elateridae*, la congélation à — 12°C, afin d'assurer l'éclatement des particules ; d'AGUILAR, BÉNARD et BESSARD (1957) ont employé le citrate de sodium comme dispersant. L'hexamétaphosphate de sodium, substance économique, classique en pédologie, donne d'excellents résultats.

La fixation délibérée du matériel récolté, avant le lavage, a l'avantage de faciliter une planification du travail indépendante de la survie de la faune ; elle permet de conserver les animaux blessés ou tués pendant le prélèvement lors du découpage de la terre. On peut établir, par volume de terre, le nombre d'animaux (estimé en dénombrant les têtes) et la biomasse (poids des animaux entiers et des tronçons).

2. 3. — *Le lavage*

A l'aide d'un palan manuel et d'un dispositif spécial d'accrochage, les bacs de terre, en fin de trempage, sont déversés dans l'entonnoir de chargement de la machine à laver. Nous éliminons les gros cailloux et éclatons les touffes d'herbe trop importantes qui restent sur la grille de cet entonnoir.

Après le remplissage du bac et des quatre paniers, la machine est mise en marche à la vitesse la plus lente (2,3 tours/mn), puis la plus rapide à l'aide du variateur (6 tours/mn). La durée du lavage dépend du type de sol et surtout de la végétation ; pour les sols limoneux de la prairie expérimentale de Cîteaux, un lavage d'une heure est nécessaire pour les horizons de surface (0-20 cm) riches en racines et feuilles, alors que 30 mn sont suffisantes pour les prélèvements des couches profondes (20-40, 40-60 cm).

2. 4. — *Le tri*

Les éléments obtenus par lavage-tamisage sont actuellement triés manuellement dans un bac d'eau. Nous avons multiplié les essais afin d'écourter cette opération fastidieuse, sans obtenir de résultats satisfaisants ; d'une part, l'utilisation de liquides à densité élevée et d'autre part, la séparation par courants d'eau différentiels comparable à l'appareil de SEINHORST (1956) ne nous ont jamais donné un rendement de 100 p. 100. En effet, la densité de certains éléments biologiques (lombrics chargés de terre) est à peu près semblable à certains éléments minéraux et, par ailleurs, les vers restent accrochés aux débris végétaux ; en conséquence, nous nous orientons actuellement vers une intervention simultanément humaine et mécanique.

Nous devons insister sur le fait que la méthode de lavage-tamisage permet d'isoler la totalité des animaux contenus dans le volume de terre constituant l'échantillon initial et n'apporte pas de causes d'erreurs s'ajoutant à celles liées à l'échantillonnage ; dès lors, les opérations de tri par un procédé physique imparfait n'offrent pas, d'intérêt, car elles retireraient, à l'ensemble de la procédure sa principale qualité.

III. — LES DIFFICULTÉS DU LAVAGE

Sur le plan pratique, une des principales difficultés, que nous avons rencontrées, découle de la tendance des éléments à s'agglomérer en boules compactes peu attaquées par les courants d'eau. Les mouvements simples d'agitation, en allers et retours ou en rotations, ne peuvent éviter la formation de ces masses compactes. Ces agglomérats, indépendamment de leur inconvénient quant à l'efficacité du lavage, exercent une pression sur les éléments situés directement sur le tamis et favorisent leur abrasion par le mouvement mécanique. Les dispositifs cités dans la littérature ne signalent pas ces inconvénients (FEHRENBACHER et ALEXANDER, *in* SALYT, 1960). L'adoption d'un dispositif constitué par des dents fixées sur les couvercles des paniers interdit la constitution de ces masses ou assure leur désagrégation.

Un autre point délicat provient de l'éventuel frottement des éléments sur le tamis. Cet inconvénient est grandement diminué par le maintien sous l'eau de l'échantillon pendant le lavage ; la densité relative des parties organiques dans l'eau étant très faible, les phénomènes de pesanteur contre les parois sont en grande partie annulés.

Enfin, il faut insister sur l'importance du trempage préalable qui doit être effectué avec beaucoup de soin, l'hexamétaphosphate de sodium et le formol diffusant mal dans l'échantillon ; la qualité du brassage est primordiale et permet à ces substances d'assurer leur rôle.

Après une période de mise au point, nous avons acquis sur ce procédé une expérience importante ; nous avons utilisé la version définitive de cette machine pour laver 2 000 échantillons de sol de 20 dm^3.

IV. — CONCLUSIONS

Pris entre l'alternative d'employer la méthode directe de tris manuels, imparfaite en raison des insuffisances humaines surtout vis-à-vis des cocons et des jeunes larves, et irrégulière en fonction des personnes effectuant le tri (NELSON et SATCHELL, 1962) ou les méthodes éthologiques, utilisant le déplacement de la faune sous l'action d'un facteur, donnant des résultats très irréguliers dépendant des espèces et des conditions de milieu, nous avons développé une procédure qui facilite considérablement le travail humain. La comparaison critique de ces méthodes a été donnée par ailleurs (BOUCHÉ, 1969 *a*, 1969 *b* ; NELSON et SATCHELL, 1962 ; SATCHELL, 1969). Nous considérons que la mise au point de cette machine effectuant le lavage-tamisage entraîne un progrès dans les acquisitions des connaissances, au niveau de la biocénose, par

les informations relatives aux plantes et aux animaux qu'elle permet de collecter. Nous devons observer que ce dispositif peut avoir une efficacité beaucoup plus grande si les méthodes de prélèvement, de tri, de détermination et de pesée font à leur tour l'objet de perfectionnements.

En adoptant une telle procédure de travail, compte tenu du volume de terre traité et de l'emploi du formol, nous rencontrons des difficultés qu'il faut s'efforcer de résoudre (aération et organisation des locaux, usage d'un palan électrique, machine rendue mobile pour travailler au niveau des placets expérimentaux, etc.). La technique décrite ci-dessus doit donc être regardée comme un élément s'inscrivant dans une chaîne d'acquisition de données susceptible de bénéficier de nombreux perfectionnements futurs.

Reçu pour publication en avril 1972.

SUMMARY

CONTRIBUTION TOWARDS THE METHODOLOGICAL APPROACH OF THE STUDY OF BIOCENOSES.

II. — EXTRACTION OF THE SOIL'S MICROELEMENTS BY WASHING-SIFTING

A technique permitting the extraction of elements contained in a sample of herbaceous or non-herbaceous soil is described. It is based on a washing-sifting process and is distinguished from other techniques by the nature of pre-treatment, the mechanical dispersion of the elements and the automatization of the operations. Its efficiency depends only on the value of the sample taken.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier MM. Berenguer, Parczynski, Stawiecki qui ont contribué au développement de ce procédé technique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

D'Aguilar J., Bénard R., Bessard A., 1957. Une méthode de lavage pour l'extraction des arthropodes terricoles. *Ann. de l'I. N. R. A., sec. C, Épiphyties*, **8**, 1, 91-99.

Bouché M.-B., 1969 *a*. Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de lombricidés. *Pedobiologia*, **9**, 26-34.

Bouché M.-B., 1969 *b*. L'échantillonnage des peuplements d'oligochètes terricoles. *In* : M. Lamotte et F. Bourlière, *Problèmes d'écologie: l'échantillonngae des peuplements animaux des milieux terrestres*, éd. Masson et C^ie^, Paris, 273-287.

Nelson J. M., Satchell J. E., 1962. The extraction of *Lumbricidae* from soil with special reference to the hand sorting method. *In* : P. W. Murphy, *Progress in soil zoology*, éd. Butterworth, London, 294-299.

Salt G., Hollick F. S. J., 1944. Studies of wireworms population, I. A census of wireworms in pasture. *Ann. appl. biol.*, **31**, 52-64.

Salyt M. S., 1960. Metodika izucenija morfologii i ekologii podzemnych castej otdelnych rastenij i rastitelnych soobscestv. *Polevaja Geobot.*, **6**, 369-447.

Satchell J. E., 1969. Methods of sampling earthworm populations. *Pedobiologia*, **9**, 20-25.

Seinhorst J. W., 1956. The quantitative extraction of nematodes from soil. *Nematologica*, **1**, 249-267.

Vannier G., 1970. Techniques relatives à l'extraction des arthropodes du sol. In : *Les microarthropodes et l'état hydrique du sol*, éd. du C. N. R. S., Paris, 263-319.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 545-553.

UNE MÉTHODE D'ÉLEVAGE DU PUCERON *MYZUS PERSICAE*. APPLICATION A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE LA THERMOPÉRIODE SUR LA DISTRIBUTION DES NAISSANCES

L.-M. DE REGGI

Laboratoire de Biométrie, Section de Biologie générale et appliquée,
Université Claude-Bernard, Lyon (1er),
43, Boulevard du 11-Novembre-1918,
69 - Villeurbanne (1)

RÉSUMÉ

On observe la distribution des naissances à l'intérieur d'un groupe de femelles de *Myzus persicae* pendant 24 heures consécutives, à raison d'un comptage toutes les deux heures. A température constante et en éclairement continu ou périodique, les mesures varient significativement d'une observation à l'autre, sans qu'il apparaisse de moment privilégié pour le dépôt des larves. L'influence d'alternances thermiques de fortes amplitudes (15°-25° et 10°-30°), superposées au rythme lumineux, est discutée.

INTRODUCTION

L'élevage de *Myzus persicae* au laboratoire, en vue d'études physiologiques, doit répondre à une double exigence. D'une part, il doit assurer le maintien d'une forme physiologique déterminée, ici la forme parthénogénétique et aptère, compte tenu de l'action remarquable des facteurs du milieu sur la morphologie et la physiologie des Aphides. D'autre part, il doit permettre l'obtention de lots homogènes d'individus, dans une situation physiologique donnée.

La détermination de la forme des Aphides implique une série de choix successifs, au cours du développement, chaque orientation étant le plus souvent en partie génétiquement pré-déterminée et en partie dépendante des facteurs du milieu.

La forme aptère résulte de l'inhibition de certains caractères adultes. Les aptères sont en effet morphologiquement plus proches des larves que des ailés, dont ils se distinguent à la fois par des caractères qualitatifs et quantitatifs : nous avons cons-

(1) Adresse actuelle : C. E. R. M. O. BP 53 38041 Grenoble Cedex.

taté que les aptères de *Myzus persicae* sont intermédiaires par leur taille entre la forme larvaire et la forme ailée, ainsi que par un certain nombre d'indices biométriques portant sur les différents appendices (non publié). L'agent responsable serait l'hormone juvénile (LEES, 1961 ; WHITE et LAMB, 1968). La divergence à partir de la filiation normale peut intervenir, soit à la fin du développement embryonnaire, soit au début de la vie larvaire, sans dépasser le troisième stade (JOHNSON et BIRKS, 1960 ; LEES, 1961). Elle est dans tous les cas postérieure à la détermination de la forme sexuelle (voir BRUSLE, 1962, 1966).

Indépendamment des facteurs génétiques (COGNETTI et PAGLIAI, 1962), la détermination de la forme aptère est essentiellement sous la dépendance de l'effet de groupe, les autres facteurs du milieu agissant en modifiant le seuil de réponse au premier (JOHNSON, 1965) ou indirectement, en changeant la structure de la population, par exemple. Mais, bien que ce mécanisme soit pour l'essentiel élucidé, de nombreuses questions restent posées. Les observations que nous avons effectuées chez *Myzus persicae* tendent à montrer que la réponse à un élevage en densité croissante n'est pas simple : le groupement, à la naissance, de 10 larves sur un fragment végétal de 15 cm^2 semble bien moins favorable à la formation d'ailés qu'un groupement plus faible, bien que les conditions de l'élevage excluent les effets de masse tels que la sous-alimentation, l'accumulation de déchets ou la destruction des tissus végétaux (non publié). Il est en effet d'observation courante que les plus fortes proportions d'ailés ne sont pas le fait des élevages les plus denses.

D'autres problèmes tiennent à l'interaction des facteurs du milieu et de la plante-hôte. SUTHERLAND (1969) observe que l'effet de groupe est renforcé par la maturité des feuilles. Pour notre part, nous avons constaté qu'une photopériode longue appliquée à la plante avant de recevoir les insectes favorise l'apparition des ailés (non publié). L'action indirecte de la lumière, par l'intermédiaire de la plante, a été observée de longue date (MARCOVITCH, 1924) chez les pucerons radicicoles (détermination de la forme sexuelle). Aucun vecteur physico-chimique n'ayant été mis en évidence (HILLERIS-LAMBERS, 1960), elle semble en corrélation avec la réponse métabolique de l'hôte au changement de milieu. On sait en effet que la morphologie et la physiologie des Aphides sont sensibles à de faibles modifications du métabolisme de la plante (ADAMS, 1967).

Compte tenu, dans la mesure du possible, de ces différents éléments, il a été mis au point une méthode d'élevage de *Myzus persicae* adaptée à des études physiologiques. Nous l'appliquons ici à l'étude de la distribution des naissances chez *Myzus persicae* à l'intérieur d'un cycle lumineux, soit 24 heures, en température constante d'abord, puis sous l'effet d'un rythme thermique superposé au rythme lumineux.

Cette étude nous permet en outre d'apporter un élément de réponse au problème que soulèvent les effets des températures fluctuantes chez les pœcilothermes : la température efficace, soit la température constante équivalente, est supérieure à la température moyenne (moyenne arithmétique, ou calculée à partir de l'intégration de la courbe thermique, selon SHELFORD, 1927). Autrement dit, l'effet biologique des températures fluctuantes est plus important que leur effet physique.

Il y a une première raison à cela, c'est que la réponse de l'insecte n'est pas une fonction linéaire de la température. Mais la correction qui pourrait être faite en ce sens, par la pondération des résultats à partir des variations connues d'une fonction métabolique donnée, est insuffisante à justifier des observations (LAMB, 1961).

MATÉRIEL VIVANT ET MÉTHODES D'ÉLEVAGE

Le matériel vivant provient d'une souche de *Myzus persicae*, (1) élevée au laboratoire depuis 1960 sous la forme parthénogénétique et aptère. L'expérience est complétée avec une souche prélevée dans la nature.

L'alimentation est constituée de feuilles de chou (*Brassica oleacera*) cultivé au laboratoire, en pleine terre. Nous utilisons une variété de printemps et d'été, et une variété d'automne. Il faut signaler que le chou de Bruxelles convient particulièrement à *Myzus persicae* et possède des feuilles de forme appropriée : limbe plan et régulier, pétiole bien marqué.

Les supports du végétal sont de deux types :

1° L'entretien de la souche et la préparation du matériel d'expérience utilisent des feuilles entières ou presque entières, selon une technique qui a peu varié depuis BONNEMAISON (1951). Nos efforts d'amélioration ont porté sur la conception du support. Celui-ci est constitué d'un cylindre de rhodoïd fermé à ses deux extrémités par une demi-boîte de Pétri. A l'extrémité supérieure est pratiquée une large ouverture obstruée par un grillage fin ; la partie inférieure, traversée par le pétiole, s'adapte sur un flacon de verre.

L'avantage du dispositif réside dans l'amovibilité des différentes pièces, qui facilite toutes les manipulations. Plusieurs ensembles de ce modèle peuvent être groupés sur des supports de menuiserie.

Le flacon dans lequel plonge le pétiole contient de l'eau distillée. Dans ces conditions une feuille peut être maintenue en bon état pendant 15 jours, ou plus, en renouvelant le liquide lorsqu'il y a lieu.

2° Les autres élevages utilisent un fragment de feuille renouvelé à intervalles de 24 ou 48 heures, disposé dans une boîte transparente de diamètre 5 cm ou, éventuellement, 10 cm. Cette méthode est appliquée de manière générale à tous les élevages qui nécessitent un contrôle très strict de la population ou aux pucerons qui ne peuvent se maintenir sur une feuille en position verticale, en raison des conditions de milieu qui leur sont imposées.

Les élevages sont placés dans des *enceintes climatiques* vitrées, comportant une ventilation intérieure permanente. La *température* est régulée par un ou plusieurs thermomètres à contact agissant sur une résistance électrique. La précision est de 0,01°. Les températures les plus basses sont réalisées dans une enceinte comportant un groupe frigorifique.

Le dispositif d'éclairement est extérieur à l'enceinte. Il est constitué de tubes fluorescents ou, de préférence, de lampes à vapeur de mercure stabilisées par incandescence dont l'échauffement est relativement faible et dont le spectre convient à la photosynthèse en raison d'une importante émission rouge.

Les rythmes lumineux et thermiques sont programmés au moyen d'un combinateur. L'humidité relative n'est pas régulée, mais l'ensemble du dispositif d'élevage est conçu de manière à éviter à la fois une dessiccation trop rapide du végétal et une humidité excessive.

Les manipulations des insectes se font au moyen d'un pinceau ou d'un aspirateur (trompe à eau), dont le diamètre est choisi de manière à retenir l'insecte ou au contraire à l'éliminer. La technique d'entretien de la souche permet simultanément l'obtention du matériel d'expérience.

Les manipulations sont les suivantes :

— Cinq jeunes adultes sont placés sur une feuille vierge, opération qui est généralement répétée cinq fois.

— Vingt quatre heures plus tard, les adultes sont transférés sur une autre feuille. Les larves déposées dans l'intervalle, dont le nombre est ramené à 20 s'il y a lieu, constituent un lot d'expérience et sont élevées ensemble jusqu'au stade désiré.

L'opération peut être répétée toutes les vingt quatre heures. S'il n'en est pas ainsi les larves non utilisées sont éliminées tous les deux ou trois jours. Elles sont alors encore groupées autour de leur géniteur et il est aisé de les aspirer.

PROCESSUS EXPÉRIMENTAL

Les pucerons sont élevés à 25°, avec un éclairement périodique (de 8 h à 20 h). Au stade adulte, ils sont répartis en lots comprenant chacun six boîtes de trois individus, qui sont placés dans les différentes situations expérimentales. Chacune de celles-ci intéresse dix lots, soit 180

(1) Que nous devons à l'obligeance de M. BONNEMAISON.

individus. Quatre jours plus tard on dénombre les larves auxquelles ils donnent naissance, à raison d'un comptage toutes les deux heures, pendant 24 heures. En période d'obscurité les observations sont faites en lumière rouge de faible intensité et, éventuellement, en chambre froide. Les naissances à l'intérieur d'un lot donné sont considérées globalement.

1. — *Étude de l'influence de la photopériode seule*

Deux séries sont constituées l'une étant soumise à la photopériode, l'autre étant constamment éclairée.

L'expérience est complétée par le dénombrement, pendant 10 jours consécutifs, des larves nées d'une part en période obscure et d'autre part en période d'éclairement (nombre de géniteurs dans chaque cas : 21). Les témoins, placés dans les mêmes conditions et manipulés en même temps, sont constamment éclairés.

Ce dernier essai est répété avec une souche de *Myzus persicae* prélevée dans la nature.

La température est dans tous les cas constante et égale à 25°.

2. — *Étude de l'influence de la thermopériode*

Les pucerons sont soumis aux alternances thermiques suivantes : 15-25° et 10-30°. La température la plus élevée coïncide avec la période d'éclairement.

RÉSULTATS

1. — *Influence de la photopériode*

Que l'éclairement soit continu ou périodique, les naissances à l'intérieur d'un groupe de 18 femelles se répartissent selon une courbe en dents de scie (fig. 1). Les variations observées d'un dénombrement à l'autre sont, de façon globale, statistiquement significatives (tabl. 1), mais paraissent désordonnées.

Il semble donc que, à l'intérieur d'un cycle de 24 heures, il n'y ait pas de moment privilégié pour la reproduction de *Myzus persicae*.

TABLEAU I

Distribution journalière des naissances chez Myzus persicae
Analyse de la variance

Éclairement	Périodique	Continu
Variance inter-classes	50,06	38,45
Variance résiduelle	16,31	14,67
Rapport	3,07	2,61
Seuil 5 p. 100	1,90	1,90

On peut relever que l'alternance lumière-obscurité se traduit par une plus forte variabilité des mesures, sans toutefois que la différence soit significative (rapport des variances : 1,3, seuil : 2,8).

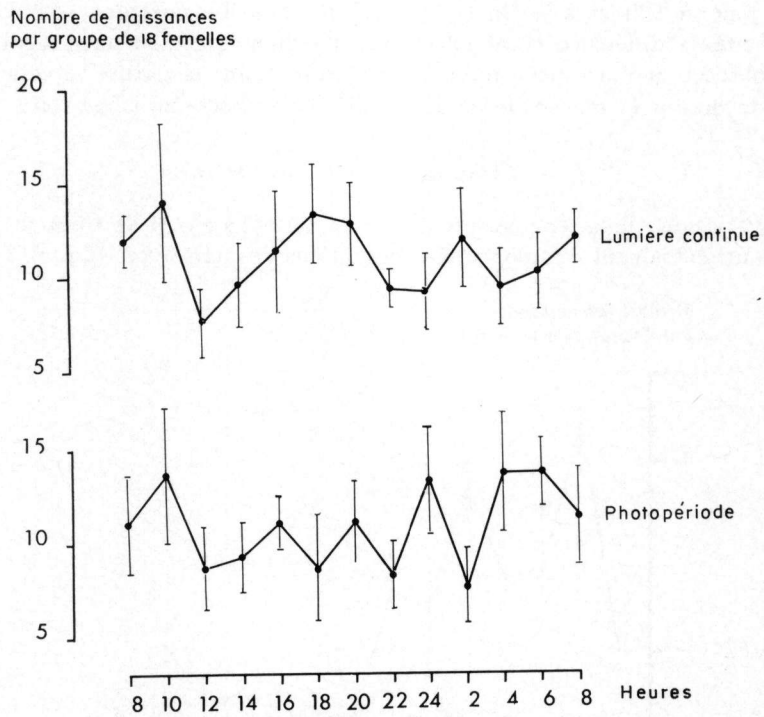


FIG. 1. — *Distribution de fréquence des naissances chez* Myzus persicae *en température constante* (25°)

TABLEAU 2

Fréquence et variabilité des naissances chez Myzus persicae *en période obscure et en période de lumière*

Souche		du laboratoire	sauvage
Nombre moyen de naissances par géniteur	Période obscure	3.35	3.32
	Période de lumière	3,04	3,33
Variabilité	avec photopériode	0.25	0.17
	en lumière continue	0,11	0,11
	Rapport	2,33	1,49
	Seuil 5 %	3,18	3,18

Ces résultats laissent prévoir qu'il naît autant de larves en période d'obscurité qu'en période d'éclairement, ce que confirme une observation de plus longue durée, portant sur 10 jours consécutifs (tabl. 2).

Nous observons à nouveau que la variabilité des naissances, observées deux

fois par jour, à 8 h et à 20 h, est plus forte chez les pucerons soumis à une photopériode, la différence étant encore une fois non statistiquement significative.

On observe que la souche récemment prélevée dans la nature se comporte de la même façon que la souche élevée depuis plusieurs années au laboratoire.

2. — *Influence de la thermopériode*

Les variations de la température ambiante, de 15° à 25° et de 10° à 30°, et réciproquement, entraînent d'importantes fluctuations des naissances (fig. 2). Le carac-

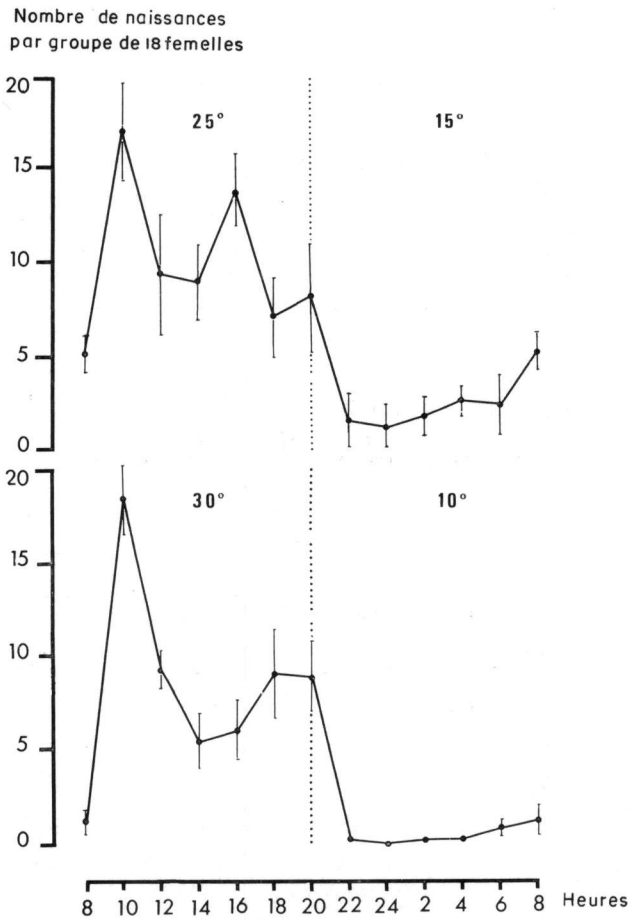


FIG. 2. — *Distribution de fréquence des naissances chez* Myzus persicae *en températures alternées*

tère périodique de ces variations confère aux courbes de fréquence les caractéristiques suivantes :

— Aussitôt après l'élévation de la température, on observe une forte poussée des naissances. Ce phénomène est fugace et il est suivi d'une période de dépression, elle-même passagère.

— Inversement, la baisse de la température provoque une brutale réduction du nombre des naissances, réduction également passagère puisque progressivement le nombre des naissances s'accroît sensiblement.

Tous ces événements sont plus marqués dans le cas où l'amplitude des fluctuations thermiques est plus forte (10°-30°).

Il est intéressant de comparer la fécondité moyenne, par femelle et par 24 heures, d'une part dans les deux situations ci-dessus et d'autre part aux températures de 10°, 15°, 25° et 30° appliquées de façon constante, ainsi qu'à la température de 20° qui est la moyenne théorique des deux thermopériodes étudiées (tabl. 3).

TABLEAU 3

Fécondité moyenne, par femelle et par 24 heures, selon les conditions de température
(nombre de femelles utilisées dans chaque lot : 15)

Températures constantes					Températures alternées	
10°	15°	20°	25°	30°	15°/25°	10°/30°
1,7	3,2	4,5	7,4	3,1	5,5	3,3

On remarque que sous l'influence de l'alternance 15°-25° la fécondité d'une femelle de *Myzus persicae* est intermédiaire entre ce qu'elle serait aux températures constantes de 15° et 25°, mais elle est supérieure à ce qu'elle serait à la température moyenne de 20°. La température efficace, c'est-à-dire la température constante qui aurait globalement les mêmes effets que l'alternance thermique, est donc ici supérieure à la température moyenne. Cela n'apparaît pas sous l'influence de l'alternance 10-30°, mais il faut considérer qu'il s'agit de températures extrêmes, donc toutes deux défavorables du point de vue de la physiologie de *Myzus persicae*.

CONCLUSIONS

A la température constante de 25°, il n'apparaît pas, à l'intérieur d'un cycle lumineux de 24 heures, de moment privilégié pour la reproduction de *Myzus persicae*. Toutefois, la fréquence des naissances est significativement variable d'une observation à l'autre, que l'éclairement soit continu ou périodique. Cela suppose que les naissances à partir d'une femelle donnée sont partiellement groupées, sans que le phénomène soit synchronisé d'une femelle à l'autre, ou avec un synchronisme partiel.

L'effet des températures fluctuantes est particulièrement significatif dans le cas de variation de forte amplitude (10°-30°). On n'observe que très peu de naissances à la température la plus basse, mais on sait que le développement des embryons se poursuit néanmoins puisque de nombreuses larves naissent dès le retour à 30°. Il en résulte une certaine synchronisation des naissances.

Le passage à 10° interrompt donc l'expulsion des embryons parvenus à terme,

tandis que, par ailleurs, les séquences antérieures du développement continuent de se dérouler activement. Ce phénomène s'explique par le fait que toutes les fonctions physiologiques de l'insecte ne possèdent pas le même optimum thermique (cf. DAVID et CLAVEL, 1967). Le bénéfice de cette situation apparaît lorsque, la température s'élevant de nouveau, le facteur limitant est levé avant que se manifeste un déséquilibre physiologique ou métabolique. Nous l'observons dans le cas présent, lorsque la température fluctue dans des limites plus étroites (15-25°), la fécondité journalière des pucerons étant plus forte qu'à la température moyenne de 20°.

Reçu pour publication en juillet 1972.

SUMMARY

A REARING METHOD FOR THE APHID *MYZUS PERSICAE*.
APPLYING OF THIS METHOD TO THE STUDY OF THE PHOTOPERIOD AND THERMOPERIOD INFLUENCE ON THE BIRTH DISTRIBUTION

The birth distribution was observed in a group of *Myzus persicae* females for 24 running hours, at the rate of one counting every two hours. At constant temperature and with continuous or periodical light, the measures change significantly from one observation to another without any preferred time of larva-laying. The influence of wide thermal alternation (15°/25°C and 10°/30°C) superposed to the light rhythm is discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAMS J. B., 1967. A physiologic difference in Aphids (Homoptera) raised on excised leaves and on intacts plants. *Canad. J. Zool.*, **45**, 588-590.

BONNEMAISON L., 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. *Ann. Inst. nat. Rech. agr.*, série C, **26**, 1-380.

BRUSLE S., 1962. Chronologie du développement embryonnaire des femelles parthénogénétiques de *Brevicoryne brassicae* (*Aphididae*, Homoptère). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **87**, 396-410.

BRUSLE S., 1966. Influence de la photopériode et de la température, au cours du développement embryonnaire, sur l'orientation des femelles dans le sens vivipare ou ovipare de *Brevicoryne brassicae*. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **262**, 1550-1553.

COGNETTI G., PAGLIAI A., 1962. Nuove esperienze di selezione per le forme attere e alate di *Brevicoryne brassicae*. *Accad. Naz. Lincei*, série 8, **32**, 403-407.

DAVID J., CLAVEL M. F., 1967. Influence de la température subie au cours du développement sur divers caractères biométriques des adultes de *Drosophila melanogaster* MEIGEN. *J. Insect Physiol.*, **13**, 717-729.

HILLE-RIS-LAMBERS D., 1960. Some notes on morph determination in Aphids. *Ent. Berichten*, **20**, 110-113.

JOHNSON B., 1965. Wing polymorphism in Aphids. II. Interaction between Aphids. *Ent. exp. appl.*, **8**, 49-64.

JOHNSON B., BIRKS P. R., 1960. Studies on wing polymorphism in Aphids. I. The developmental process involved in the production of different forms. *Ent. exp. appl.*, **3**, 327-339.

LAMB K. P., 1961. Some effects of fluctuating temperatures on metabolism, development and rate of population growth in the cabbage aphid. *Ecology*, **42**, 740-745.

LEES A. D., 1961. Clonal polymorphism in Aphids. In : *Insect polymorphism*. *Symp. Roy. Soc.*, London, 68 à 79.

MARCOVITCH S., 1924. The migration of the Aphididae and the appearance of the sexuals forms as affected by the relative length of daily light exposure. *J. Agric. Res.*, **27**, 513-522.

SHELFORD P., 1927. An experimental study of the relation of the codling moth to weather and climate. *Bull. Illinois Nat. Hist. Survey*, **16**, 311-340.

SUTHERLAND O. R. W., 1969. The role of the host plant in the production of winged forms by two strains of the pea Aphid, *Acyrthosiphum pisum*. *J. Insect Physiol.*, **15**, 2179-2201.

WHITE D. F., LAMB K. P., 1968. Effect of a synthetic juvenile hormone on adult cabbage Aphids and their progeny. *J. Insect. Physiol.*, **14**, 395-402.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 555-567.

POSSIBILITÉ DE MULTIPLICATION DES COCCINELLES COCCIDIPHAGES ET APHIDIPHAGES (*COLEOPT. COCCINELLIDAE*) A L'AIDE D'ŒUFS D'*ANAGASTA KÜHNIELLA* Z. (*LEPIDOPT. PYRALIDAE*)

G. IPERTI, J. BRUN et Jeanne DAUMAL

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

Les méthodes utilisées pour l'élevage d'*A. kühniella* Z. et celui de quelques Coccinelles aux dépens de ses œufs sont décrites. La valeur de cette alimentation pour les Coccinelles est étudiée sur deux espèces : *Pharoscymnus semiglobosus* K. (coccidiphage), et *Coccinella decempunctata* L. (aphidiphage). Elle est déterminée d'après les critères suivants : développement complet des différents stades, longévité des adultes, fécondité des femelles. L'élevage permanent au laboratoire de ces deux coccinelles a pu être réalisé avec cette nourriture. Il est possible d'élever quelques autres coccinelles coccidiphages sur les œufs d'*A. kühniella* (*Pharoscymnus* sp. et *Chilocorus* sp.) mais, jusqu'à présent, seul parmi les aphidiphages, *C. 10 punctata* a pu être obtenu sur cet aliment.

Depuis longtemps, de nombreuses études s'attachent à définir les besoins alimentaires des différents ordres d'insectes : l'analyse des processus de nutrition offre un intérêt évident sur le plan des recherches fondamentales, et permet en outre, de mettre au point au laboratoire, de nouvelles méthodes d'élevage.

Limité d'abord aux espèces phytophages, ce type d'investigations s'étend depuis quelques années aux entomophages. Dans les cas des prédateurs *Coccinellidae*, à part quelques essais de W. SMIRNOFF (1958), K. S. HAGEN (1962) et B. C. SMITH (1960-1965) pour constituer des diètes artificielles acceptables, aucun effort n'a été tenté, à ce jour, pour trouver des hôtes de remplacement faciles à obtenir et susceptibles de fournir aux coccinelles un aliment de choix.

La mise au point d'un élevage de masse permanent d'*Anagasta kühniella* ZELL., par la Station de Zoologie et de Lutte Biologique d'Antibes (E. BILIOTTI et J. DAUMAL, 1969) a permis, grâce à la production journalière d'une grande quantité d'œufs de ce Lépidoptère *Pyralidae*, d'aborder de telles recherches.

Nous avons en premier lieu, examiné les possibilités d'utilisation de cette alimentation pour les principales espèces de coccinelles et étudié son influence sur le développement des larves, sur la survie des adultes, ainsi que sur leur multiplication.

Après un bref rappel des techniques d'élevage employées pour obtenir les œufs d'*A. kühniella* et pour produire les prédateurs, nous procéderons à l'étude de la valeur qualitative de cette nourriture, avant de dresser un bilan des résultats enregistrés à ce jour.

I. — TECHNIQUE D'ÉLEVAGE POUR L'OBTENTION DES ŒUFS D'*A. KÜHNIELLA*

L'obtention quotidienne et permanente d'une importante quantité d'œufs d'*A. kühniella* nécessite un élevage massif de pyrales de la farine. On le réalise dans une salle d'élevage climatisée où règnent une hygrométrie presque constante de 50 à 60 p. 100 HR et une thermopériode établie sur 24 heures : 20°C de 9 heures à 11 heures, 25°C de 11 heures à 16 heures, 20°C de 16 heures à 18 heures et 18°C de 18 heures à 9 heures.

Ce rythme thermique permet de régulariser la durée des cycles successifs aux environs de 70 jours. (La photopériode n'intervient pas).

Pour récolter 8 à 9 grammes d'œufs par jour (1 gramme = 37 000 œufs) les normes de production sont les suivantes :

• On place chaque jour 6 lots de 25 mg d'œufs, dans 6 boîtes d'élevage d'un volume approximatif de 3 litres, renfermant 500 grammes de semoule de blé à gros grains. Dans le milieu alimentaire, on enfonce des bandelettes de carton ondulé de 5 cm de large, afin de faciliter aux chenilles la construction de fourreaux d'alimentation et de mue.

• Au bout de 70 jours environ, les papillons apparaissent et s'accouplent aussitôt. Ils sont récoltés chaque matin et transférés dans des pondoirs cylindriques en « Altuglass » de 30 cm de diamètre et de 30 cm de hauteur. Sous le couvercle du récipient plusieurs baguettes verticales augmentent la surface des supports offerte aux papillons ; ils y déposent leurs œufs en file. Légèrement enrobées d'un mucus qui sèche rapidement, les pontes se détachent et tombent, au travers d'une grille, dans un récipient placé à la partie inférieure de la cage et destiné à les recueillir. Chaque jour on récolte en moyenne 3 500 papillons mis dans des pondoirs dont la contenance unitaire atteint environ 2 000 individus. (Fig. 1.)

On débarrasse les œufs de tous les corps étrangers auxquels ils sont mélangés (surtout les écailles alaires) en faisant agir un puissant courant d'air. Puis, on les désinfecte pendant une demi-minute dans une solution à 1/1000 d'hypochlorite de sodium (17° Beaumé) avant de les rincer soigneusement et de les placer dans l'eau distillée ; ce qui permet de les conserver à 8°C.

Dans les expérimentations sur la valeur alimentaire d'une telle nourriture de remplacement, seuls des œufs de moins de 24 heures servirent de proies aux coccinelles. Cette façon de procéder s'est révélée, par la suite, préférable à toute autre.

2. — TECHNIQUE D'ÉLEVAGE DES COCCINELLES AVEC LES ŒUFS D'*A. KÜHNIELLA*

Pour la mise au point d'un élevage de coccinelles aux dépens des œufs d'*A. kuhniella*, nous avons eu le souci constant de simplifier les manipulations, tout en respectant les particularités biologiques des principales séquences de vie des prédateurs notamment : la ponte, le développement larvaire, la métamorphose et la maturation sexuelle des adultes. Le développement complet du cycle des différents prédateurs s'effectue dans une enceinte climatisée où règnent des conditions thermiques, hygrométriques et de lumière presque constante (28°C, 60 p. 100 HR et 18 heures d'éclairement à moins de 1 000 lux).

• Pour isoler aisément les pontes de coccinelles, on place chaque couple dans une boîte circulaire en matière plastique d'un volume de 125 cc dont le couvercle supérieur porte un grillage

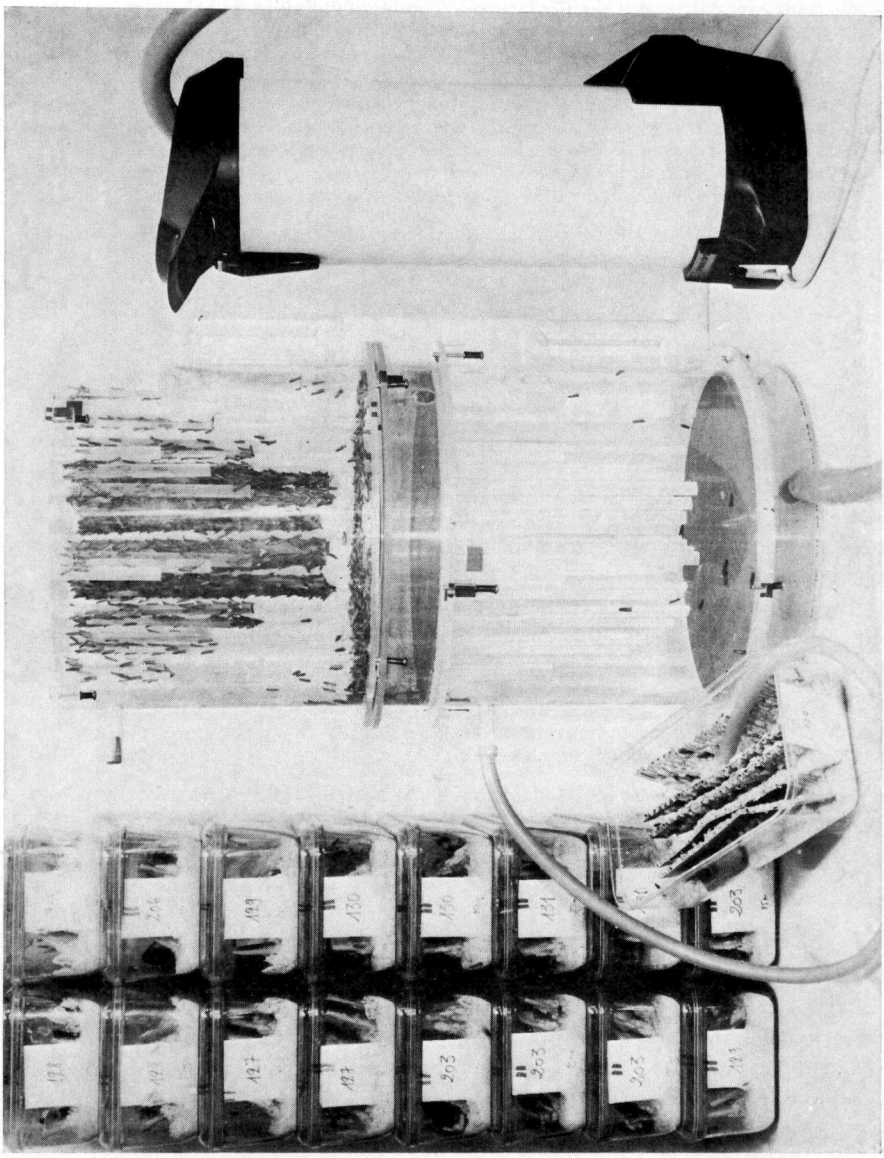


FIG. 1 — *Production des œufs d'*A. kühniella
On distingue de gauche à droite les boîtes d'élevage des larves, deux pondoirs superposés et l'aspirateur servant à la récolte des papillons
(cliché INRA. Zoologie Antibes)

métallique à fine maille (0,5 mm de côté). On recouvre le fond du récipient d'un papier filtre sur lequel on dispose les œufs d'*A. kühniella* étalés sur du papier noir. Un disque de fine mousseline recouvre le tout et sert de support de ponte à la femelle. Cela facilite la récolte journalière des œufs de coccinelles.

• Peu après leur éclosion, on introduit les jeunes larves à l'intérieur de boîtes plastiques du même type. On les approvisionne abondamment en nourriture une fois tous les deux jours. Selon la voracité de l'espèce prédatrice et l'âge des larves, le nombre d'individus dans la même enceinte varie. Au premier stade il est de 30 larves pour les petites espèces telles que les *Pharoscymnus* sp., et de 10 larves pour les grosses espèces telles que le *Chilocorus* sp. Aux second, troisième et quatrième stades il est de 20 larves pour les petites espèces et de 5 larves pour les grosses espèces.

• Dès leur apparition, on introduit les jeunes imagos dans des boîtes plastiques également grillagées à la partie supérieure mais d'un volume plus important (500 cc), renfermant chacune 50 individus des petites espèces et 25 prédateurs pour les grosses espèces.

Mis en présence d'une quantité convenable de nourriture, les mâles et les femelles resteront ensemble pendant 1 ou 2 semaines afin d'effectuer leur maturation sexuelle et de s'accoupler.

La technique décrite ci-dessus a été appliquée pour élever les principaux genres de coccinelles coccidiphages citée dans le tableau 4 et une espèce aphidiphage *Coccinella 10 punctata* L.

3. — VALEUR QUANTITATIVE ET QUALITATIVE DES ŒUFS D'*A. KÜHNIELLA* COMME ALIMENT DES COCCINELLES

Si la détermination de la quantité de nourriture nécessaire au développement d'un prédateur ne présente pas de difficultés majeures, l'évaluation de sa valeur alimentaire s'avère plus complexe.

Le décompte quotidien des proies ingérées par une coccinelle permet assez rapidement de calculer sa voracité. Par contre, pour le contrôle de la valeur qualitative d'une nourriture naturelle, artificielle ou de remplacement, on a fait appel à certains critères biologiques comme : la durée de développement des stades larvaires, le temps indispensable à la maturité sexuelle imaginale, la fécondité des femelles et la longévité des adultes.

Dans ce but, une étude détaillée, destinée à connaître l'influence de cette nourriture de remplacement fut réalisée sur deux espèces : l'une coccidiphage : *Pharoscymnus semiglobosus* K., l'autre aphidiphage : *Coccinella 10 punctata* L.

A. — *Alimentation de* Ph. semiglobosus *avec des œufs d'*A. kühniella

L'élevage a été réalisé à 28°C, 40-50 p. 100 HR et 18 heures de lumière. (Fig. 2 et 3.)

— L'estimation de la voracité a porté sur les stades larvaires, les jeunes adultes et les imagos mûrs. Le nombre moyen d'œufs d'*A. kühniella* consommés quotidiennement aux différentes époques de la vie de la coccinelle est donné dans le tableau n° 1.

Cette espèce coccidiphage de petite taille a des besoins alimentaires assez réduits.

La valeur de l'aliment a été déterminée d'après la durée des stades larvaires, la longévité des adultes et la fécondité des femelles.

• Les durées d'évolution larvaire des *Ph. semiglobosus* alimentés sur cochenilles (*Pseudaulacaspis pentagona* TARG.) et de ceux nourris sur œufs d'*A. kühniella* sont présentés dans le tableau 2.

FIG. 2 — *Larves de* Ph. semiglobosus *se nourrissant d'œufs d'*A. kühniella

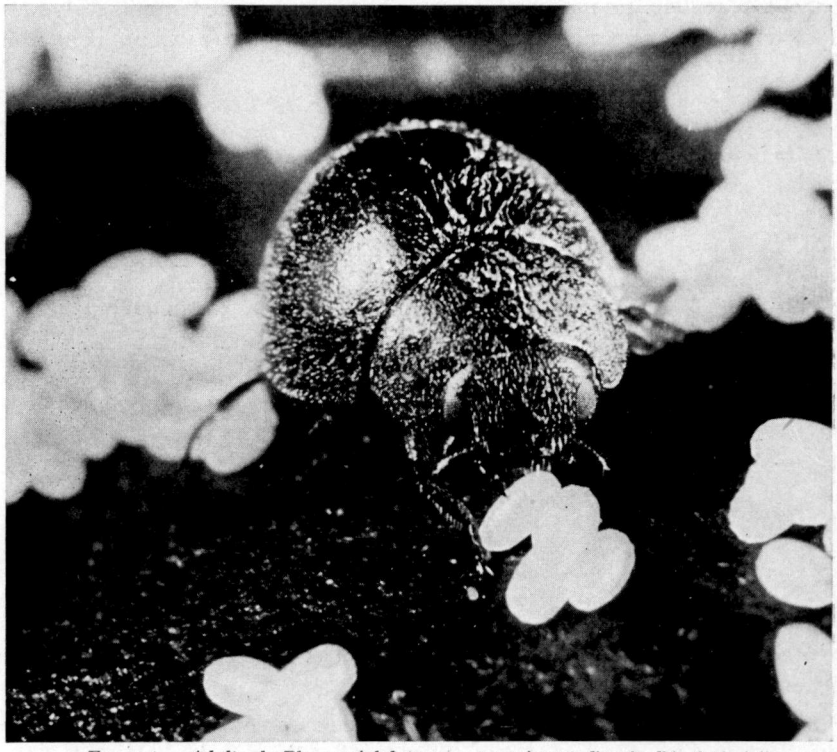


FIG. 3 — *Adulte de* Ph. semiglobosus *se nourrissant d'œufs d'*A. kühniella
(cliché INRA. Zoologie Antibes)

TABLEAU I

*Consommation journalière d'œufs d'*A. kühniella
par une larve ou un couple de Pharoscymnus semiglobosus K.
(1 mâle + 1 femelle)

Stades	Nombre d'œufs consommés par jour	
	Moyenne	Écart
L_1 par larve	2	± 1
L_2 par larve	8	± 3
L_3 par larve	18	± 5
L_4 par larve	50	± 10
Adultes en voie de maturation, (par couple)	40	± 10
Adultes mûrs (par couple).....	60	± 10

On note un faible allongement de la durée d'évolution des larves alimentées avec la nourriture de remplacement (fig. 4).

De même, la longévité des adultes ainsi traités ne semble pas affectée par le changement de régime. En moyenne, les femelles nourries avec les œufs d'*A. kühniella* vivent 120 jours (154 jours au maximum), et les mâles 98 jours (140 jours au maximum),

TABLEAU 2

Influence de l'aliment sur la durée des différents stades de Ph. semiglobosus.

Stades de *Ph. semiglobosus*	Durée d'évolution (en jours)	
	Sur *P. pentagona*	Sur œufs d'*A. kühniella*
Œufs	7	7
1er stade larvaire	3	3-4
2e stade larvaire	3-4	4-5
3e stade larvaire	3-4	5-6
4e stade larvaire	4	6
Nymphose	8-10	8
Durée d'un cycle.....	28-32	33-36

ce qui correspond aux durées de vie enregistrées chez les Coccinelles alimentées avec des Cochenilles diaspines.

• La valeur alimentaire d'une nourriture joue un rôle capital sur le potentiel de multiplication d'un insecte. Or, non seulement l'utilisation des œufs d'*A. kühniella*

ne retarde pas la maturation sexuelle des adultes (4 à 5 jours en moyenne), mais en plus, elle ne diminue en rien la fécondité de *Ph. semiglobosus*, qui est en moyenne de 405 œufs par femelle (1 050 œufs au maximum) pour une ponte journalière variable entre 2 et 5 œufs (10 œufs au maximum).

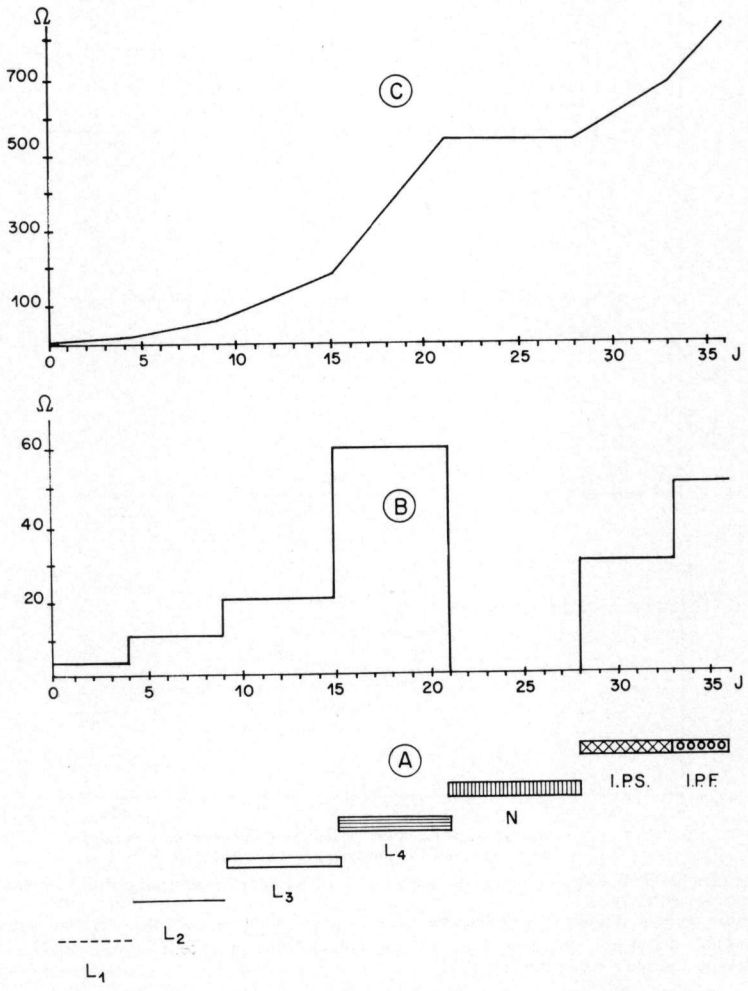


FIG. 4 — *Cycle et voracité journalière de* Pharoscymnus semiglobosus K.

A. Cycle de *Ph. semiglobosus*.
B. Nombre d'œufs d'*A. kühniella* ingérés quotidiennement aux principaux stades de vie de la coccinelle
C. Nombre d'œufs d'*A. kühniella* ingérés au total durant la vie larvaire du prédateur et au début de sa vie imaginale.

Les œufs d'*A. kühniella* s'avèrent donc une nourriture satisfaisante pour *Ph. semiglobosus*, espèce coccidiphage. Ils assurent une évolution normale des stades larvaires, une longévité convenable des adultes et une excellente fécondité des femelles pour une consommation relativement peu importante (fig. 5).

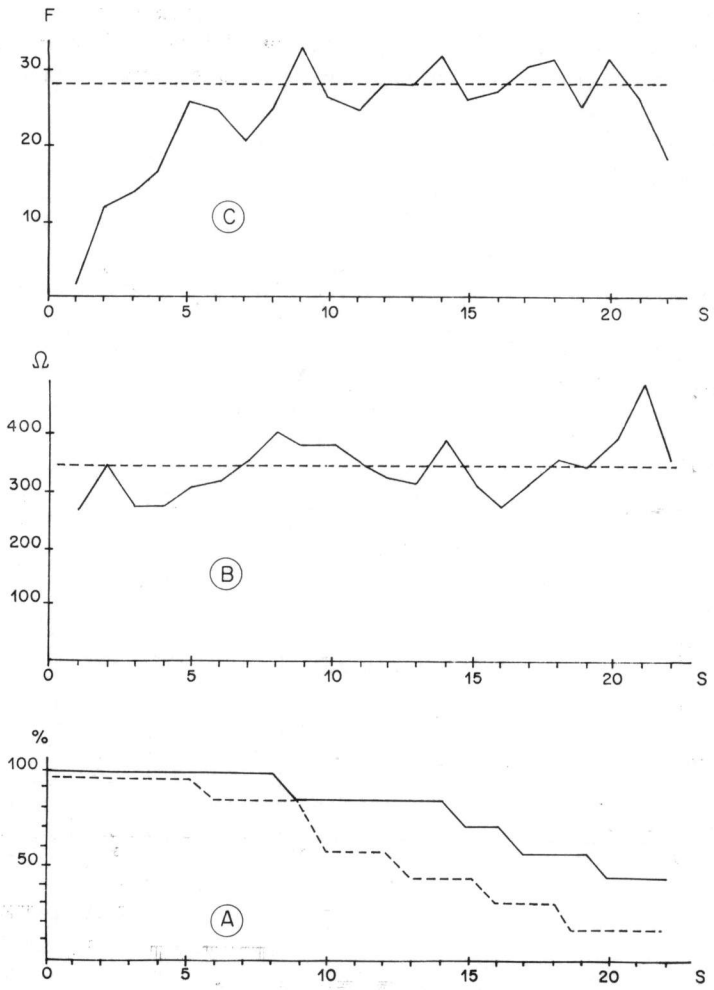


FIG. 5 — *Mortalité, voracité et fécondité moyennes hebdomadaires d'un couple de* Pharoscymnus semiglobosus K.

A. Mortalité hebdomadaire moyenne des mâles et des femelles de *Ph. semiglobosus* élevés par couple (exprimée en p. 100).

B. Nombre moyen d'œufs d'*A. kühniella* mangés par couple de coccinelle et par semaine.

C. Fécondité moyenne hebdomadaire d'une femelle du prédateur ayant ingéré la quantité d'aliment indiquée sur la figure 4 B.

B. — *Alimentation de* C. 10 punctata *avec des œufs d'*A. kühniella

L'étude entreprise sur *C. 10 punctata* s'inspire de celle effectuée sur *Ph. semiglobosus*. Seules diffèrent les conditions de milieu dans lequel elle fut conduite (25°C, 60 p. 100 HR et 16 heures de lumière) en raison des exigences particulières de l'espèce (Fig. 6 et 7.)

Le contrôle de la voracité fournit les données moyennes suivantes :

1er stade larvaire	25 œufs	d'*A. kühniella*	par jour	par individu
2e stade larvaire	65 —	—	—	—

3e stade larvaire	150 œufs	d'*A. kühniella*	par jour	par individu
4e stade larvaire	400 —	—	—	—
Adultes .....200 à	300 —	—	—	—

Compte tenu de la taille de cette espèce (5 mm) par rapport à celle de *Ph. semiglobosus* (2 mm environ), on enregistre une consommation, 6 à 7 fois plus importante pour cette coccinelle aphidiphage, dont l'efficacité prédatrice demeure cependant relativement moyenne, dans les conditions naturelles d'activité.

FIG. 6 — *Adultes de* C. 10 punctata *se nourrissant d'œufs d'*A. kühniella
(cliché I. N. R. A. Zoologie Antibes)

La durée d'évolution des larves de *C. 10 punctata* nourries sur œufs d'*A. kühniella* ou alimentées sur pucerons (*Myzodes persicae* SULZ.) diffère très peu. (Tabl. 3).

— Pour les deux modes d'alimentation on note une reproduction et une longévité normales des adultes (45 jours en moyenne).
— Le temps de maturation sexuelle demeure fixé aux alentours de 5 à 6 jours et la fécondité d'une femelle dépasse en moyenne 500 œufs.

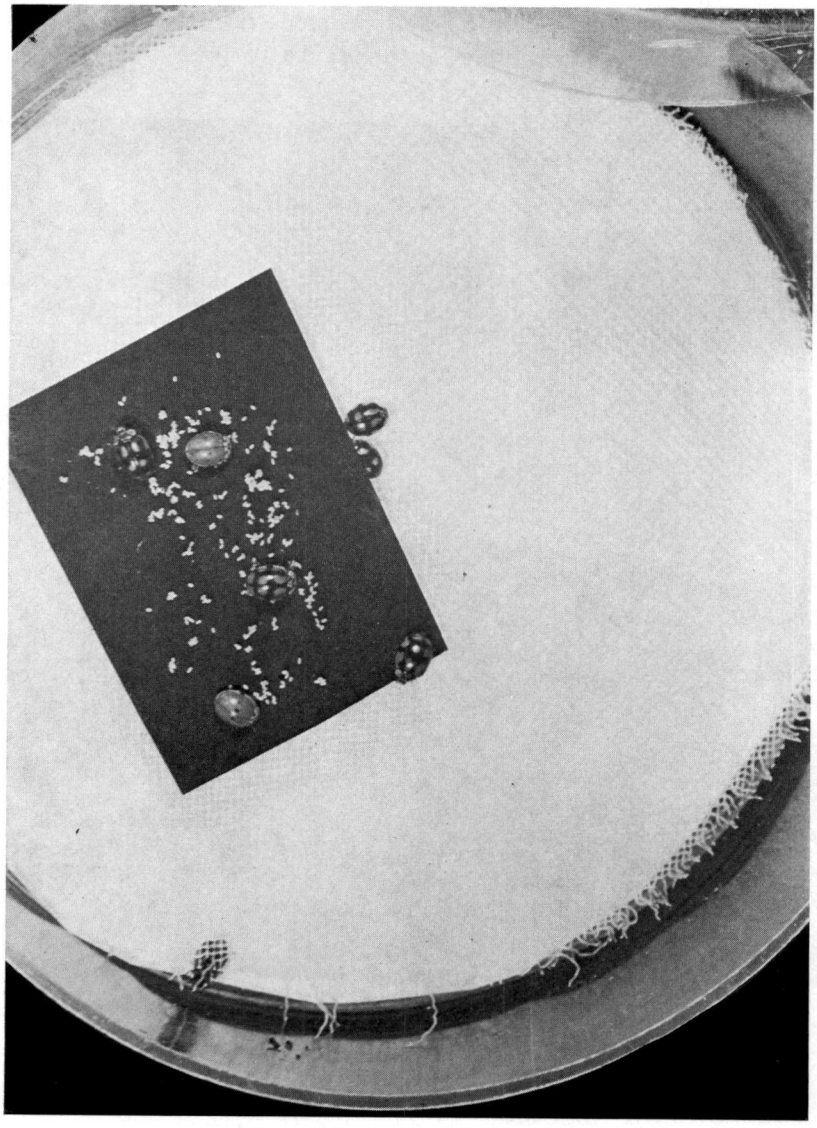


FIG. 7 — *Technique d'élevage utilisée pour obtenir la ponte des adultes de* C. 10 punctata
(cliché I. N. R. A. Zoologie Antibes)

En résumé, comme précédemment, cette nourriture de remplacement constitue un bon aliment pour *C. 10 punctata*, (espèce aphidiphage). Son emploi ne gêne en rien, ni le déroulement du cycle, ni la longévité des adultes, ni la fécondité des femelles.

TABLEAU 3

Influence de l'alimentation sur la durée des différents stades de C. 10 punctata

Stades de *C. 10 punctata*	Durée d'évolution (en jours)	
	Sur *M. persicae*	Sur œufs d'*A. kühniella*
Œufs	3	3
1er stade larvaire	2	2
2e stade larvaire	2	2
3e stade larvaire	2	1
4e stade larvaire	2-3	3-4
Nymphose larvaire	5	4-5
Durée d'un cycle	16-17	15-17

Par contre, l'emploi de cette technique dans le maintien d'un élevage permanent d'un tel prédateur nécessite la production journalière d'une quantité non négligeable d'œufs d'*A. kühniella*.

4. — LES PERSPECTIVES D'ÉLEVAGE DE COCCINELLES PRÉDATRICES OFFERTES PAR L'EMPLOI DE CETTE NOURRITURE DE REMPLACEMENT

Ces résultats trouvent leur application pratique dans l'élevage permanent de deux espèces de coccinelles (l'une aphidiphage, l'autre coccidiphage). Plus de 20 générations des deux coccinelles alimentées exclusivement sur les œufs d'*A. kühniella* ont déjà pu être obtenues.

Afin de vérifier si le phénomène avait un caractère général, cet aliment fut proposé aux principales coccinelles coccidiphages et à quelques coccinelles aphidiphages.

D'après quatre critères biologiques : l'évolution larvaire, la survie des adultes, la maturation sexuelle des imagos et la fécondité des femelles, on peut dresser un bilan qualitatif de l'influence de la nourriture de remplacement sur les principales coccinelles coccidiphages.

Les données obtenues sont consignées dans le tableau 4.

Pour les huit espèces élevées sur œufs d'*A. kühniella*, on enregistre dans tous les cas un développement larvaire et une survie imaginale convenables. Seuls les phénomènes de reproduction semblent affectés par cette diète surtout chez les genres *Lindorus* et *Chilocorus* alors que les *Pharoscymnus* s'en accomodent.

Par contre, les premiers essais d'alimentation de coccinelles aphidiphages à l'aide d'œufs *A. kühniella* s'avèrent en général décevants sauf pour *C. 10 punctata*. Chez toutes les autres espèces, on note une plus ou moins longue survie des seuls stades adultes, sans aucune possibilité de reproduction.

TABLEAU 4

*Influence des œufs d'*A. kühniella *sur quelques coccinelles coccidiphages*

Espèces	Stades larvaires Développement	Stade imaginal		
		Survie	Maturation sexuelle	Fécondité
Pharoscymnus semiglobosus K.	Normal	Normale	Normale	Normale
Pharoscymnus ovoideus SIC.	—	—	—	—
Chilocorus bipustulatus L.	—	—	Lente	Faible
Chilocorus stigma SAY.	—	—	Lente	Faible
Cholicorus cacti COP.	—	—	Nulle	Nulle
Chilocorus distigma KLUG.	—	—	(?)	(?)
Chilocorus kuwanae SYLV.	sauf au stade L_1	—	Lente	Faible
Lindorus pulchellus M.	Normal	—	Nulle	Nulle

CONCLUSION

La production permanente d'œufs d'*A. kühniella* à la station de Zoologie d'Antibes permet la fourniture d'une nourriture de remplacement, peu coûteuse, susceptible de convenir à l'élevage de divers insectes entomophages, soit des parasites ovo-larvaires comme *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER (Hym. *Braconidae*) (BILIOTTI, DAUMAL, 1969), soit des prédateurs comme les Hémiptères *Anthocoridae* (Ex. *Cardiasthetus nazarenus* REUTER), (DAUMAL, 1968), les Névroptères *Chrysopidae* et les Coléoptères *Coccinellidae*.

Les insectes ainsi obtenus constituent un matériel biologique de choix pour réaliser des études fondamentales d'ordre biologique ou physiologique ou pour approfondir la connaissance du mécanisme de certaines fonctions comme la nutrition et la reproduction.

Par contre, on peut se demander si par rapport à des entomophages élevés sur des nourritures naturelles, les parasites et les prédateurs alimentés sur les œufs d'*A. kühniella* conservent un comportement alimentaire comparable une fois replacés dans le milieu naturel.

Dans le cadre d'expérimentations bio-écologiques, cet aspect du problème revêt une grande importance. Une étude appropriée, conduite dans ce sens devrait apporter bientôt une réponse à cette question capitale.

Reçu pour publication en juillet 1972.

SUMMARY

POSSIBLE REARING OF COCCIDIPHAGOUS AND APHIDIPHAGOUS COCCINELLIDS (COL, COCC.) PREYING ON ALTERNATIVE FOOD : EGGS OF *ANAGASTA KÜHNIELLA Z. LEPI. PYRALIDAE*

The present paper relates methods used for the rearing of *Anagasta kühniella* Z. and for the breeding of some Coccinellids when preying eggs of this Lepidopterous *Pyralidae*.

The suitability of eggs as food is determined for two Coccinellids.

— a coccidiphagous predator *Pharoscymnus semiglobosus* K.,
— an aphidiphagous one *Coccinella decempunctata* L.

The criterions of suitability are :

— The complete development of various stages.
— The longevity of adults.
— The fecundity of females.

Continuous laboratory breeding of the two coccinellids is obtained when using this food.

On eggs of *A. kühniella* it is possible to rear some others coccidiphagous Coccinellids C *Pharoscymnus* sp. and *Chilocorus* sp.) but up till now no aphidiphagous one except *C. 10 punctata*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER (*Hymenoptera Braconidae*). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyeloïs ceratoniae* ZELL. *Ann. Zool. Écol. Anim.*, **1** (4), 379-394.

DAUMAL J., 1968. Méthode d'élevage de *Cardiasthetus nazarenus* REUTER (Hémipt. *Anthocoridae*) aux dépens des œufs d'*Anagasta kühniella* Z. (Lepidopt. *Pyralidae*). *Ann. Epiphyties*, **19** (4), 721-726.

HAGEN K. S., 1962. Biology and ecology of predaceous *Coccinellidae*. *Ann. Rev. Entom.*, **7**, 289-326.

SMIRNOFF W., 1958. An artificial diet for rearing Coccinellid beetles. *Canad. Ent.*, **90**, 9, 563-565.

SMITH B. C., 1960. A technique for rearing Coccinellid beetles on dry foods and influence of various pollen on the development of *Coleomegilla maculata lengi* TIMB. (*Coleoptera Coccinellidae*). *Can. J. Zool.*, 38, 1047-49.

SMITH B. C., 1965. Effect of food on some aphidiphagous *Coccinellidae*. *Proc. Symp. Ecology of Aphidiphagous Insects*. Praha 75-81.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 569-570.

CHRONIQUE DES LIVRES

WIGGLESWORTH (V. B.). — LA VIE DES INSECTES. LA GRANDE ENCYCLOPÉDIE DE LA NATURE. — Édit. Rencontres, Lausanne 1971, 383 p. — Traduction P. PESSON.

Le professeur V. B. WIGGLESWORTH est, aux yeux de tous les entomologistes, un des principaux promoteurs du développement considérable qu'ont pris les recherches physiologiques sur les insectes depuis une trentaine d'années. Son influence est due non seulement aux résultats spectaculaires de ses propres travaux sur les phénomènes de la mue et de la métamorphose, mais surtout à la publication en 1939 de son livre fondamental, *The principles of Insect Physiology* qui reste l'ouvrage de base de tous les étudiants et jeunes chercheurs en ce domaine.

Dans *Insect Life* qu'il fait paraître en 1964, V. B. WIGGLESWORTH révèle en outre un grand talent de vulgarisateur. Son livre présente la synthèse la plus complète, la plus actuelle, la plus originale qui soit aussi bien sur la vie de l'insecte en tant qu'individu que sur les variations de population, les migrations, l'évolution et l'organisation des sociétés d'insectes. Il donne en particulier une description fascinante des innombrables problèmes auxquels ont eu à faire face les insectes, ainsi que les moyens ingénieux qu'ils ont développés afin de les résoudre. Cette étude est écrite dans un style vivant et facilement accessible.

P. PESSON, professeur de Zoologie à l'Institut national agronomique et auteur lui-même de nombreuses publications sur la physiologie et la vie des insectes, ne s'est pas contenté de donner de l'ouvrage de V. B. WIGGLESWORTH une traduction fidèle et élégante. Il en a rendu la lecture encore plus agréable en illustrant le texte de très nombreuses et magnifiques photos en couleur et plus profitable et enrichissante grâce à des « annexes » qu'il a lui-même rédigées. Celles-ci se composent d'un « Catalogue des Insectes » où l'on trouve la classification et la description des différents ordres et d'un « Dictionnaire » qui définit les termes qui, dans le cours du texte, peuvent présenter quelques difficultés pour le profane. L'importance et la qualité des explications fournies dans ces annexes, permettent à cet ouvrage, présenté avec autant de soin et de goût qu'un livre d'art, de toucher un vaste public.

TAHORI (A. S.), éd. — FATE OF PESTICIDES IN ENVIRONMENT. (PROCEEDINGS OF THE SECOND INTERNATIONAL IUPAC CONGRESS OF PESTICIDE CHEMISTRY, vol. VI). — New York, London, Paris, Gordon and Breach Science, Publishers, 1972, 571 p.

Le second Congrès international sur la chimie des pesticides, patronné par l'IUPAC et l'Israel National Council for Research and Development, s'est tenu en Israël du 22 au 26 février 1971.

Les comptes rendus comportent 6 volumes.

Ce volume VI est consacré aux résidus des pesticides dans l'environnement. Les travaux présentés sont groupés dans les sections suivantes :

- facteurs influant sur les résidus de pesticides dans les sols ;
- chimie et métabolisme des résidus terminaux des composés organochlorés ;
- chimie et métabolisme des résidus terminaux des composés organophosphorés et des carbamates ;
- chimie et métabolisme des résidus terminaux de fongicides ;
- utilisation des éléments radioactifs pour étudier les résidus de pesticides dans les aliments.

En outre, deux symposiums ont été consacrés l'un à l'interprétation des données chimiques et toxicologiques de base intervenant dans l'étude des tolérances aux résidus de pesticides, l'autre à la biochimie des pesticides en relation avec la toxicologie et la pharmacologie des mammifères.

MENAKER (M.), Ed. — BIOCHRONOMETRY, PROCEEDINGS OF A SYMPOSIUM FRIDAY HARBOR WASHINGTON SEPTEMBRE 1969. — National Academy of Sciences, Washington, D. C., 1971, 662 p.

Cet ouvrage rassemble 40 articles présentés au cours du symposium tenu à Friday Harbor en septembre 1969 et regroupés en 6 rubriques principales.

— systèmes et modèles,
— mesures de la durée de la photopériode,
— perception de la lumière au cours des rythmes et photopériodisme,
— rythmes annuels et contrôle photopériodique.
— contrôles nerveux et endocrine,
— mécanismes cellulaire et biochimique.

La première partie concerne l'étude des rythmes circadiens chez certains groupes animaux vertébrés et invertébrés ; les auteurs proposent des modèles mathématiques et biochimiques en accord avec les systèmes biologiques rythmiques. Ces modèles servent de guide et peuvent être modifiés au fur et à mesure de l'expérimentation ; les auteurs les ont ici utilisés pour étudier l'influence de la lumière, de la température et des champs électriques sur les horloges circadiennes (200 p.).

Dans la 2e partie les articles traitent en général de l'action de la photopériode sur divers processus physiologiques tels que la floraison des végétaux, l'oviposition et la diapause chez les insectes, etc. la sensibilité de ces phénomènes à la durée de la phase lumineuse varie considérablement selon le système considéré (202 p.).

La troisième partie est en liaison directe avec la précédente en ce sens que les auteurs essaient de déterminer les organes capables de percevoir les stimulus lumineux. Les structures habituellement mises en cause dans la vision ne semblent jouer aucun rôle tandis que le cerveau chez le ver à soie ou l'organe pinéal chez la grenouille suscitent beaucoup d'intérêt (90 p.).

Dans la quatrième partie le contrôle photopériodique des rythmes est à nouveau envisagé, mais il s'agit cette fois de rythmes annuels : activités migratoires, augmentation du poids des gonades chez les oiseaux, etc. Ces rythmes sont sensibles à des variations extrêmement faibles de la durée respective des phases obscure et lumineuse (162 p.).

La cinquième partie comprend plusieurs articles consacrés à la recherche de l'organe jouant le rôle d'horloge interne chez les insectes en particulier et aux mécanismes internes de contrôle de cette activité rythmique. Trois possibilités sont envisagées selon l'espèce animale considérée : contrôle nerveux, humoral ou endocrine (84 p.).

La fin de l'ouvrage concerne les aspects moléculaires des rythmes (phénomènes cellulaires et biochimiques) ainsi que les possibilités de mutations qui risquent de les affecter (90 p.).

Chaque article est suivi d'une liste de références bibliographiques et d'une discussion.

Enfin la liste des participants au symposium complète cet ouvrage déjà important.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 571-573.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1972

Lucienne BAUD. — Contribution à l'étude de la physiologie du jeûne chez un insecte. I. — Analyse de quelques caractères biochimiques au cours du jeûne absolu chez la Chenille de *Bombyx mori* L. : existence de deux phases successives 497

C. BENASSY, Ch. PINET. — Notes bio-écologiques sur *Unaspis yanonensis* KUW. (*Homoptera, Diaspidinae*) dans les Alpes-Maritimes..... 187

A. BENOIS. — Évolution du couvain et cycle annuel de *Camponotus vagus* SCOP. (= *Pubescens* FABR.) (*Hymenoptera, Formicidae*) dans la région d'Antibes 325

J. BONFILS. — Catalogue raisonné des insectes des Antilles françaises. 5. — *Dermaptera* 271

L. BONNEMAISON. — Aphides et traitements insecticides du Pommier. I. — Facteurs des pullulations aphidiennes sur le Pommier..... 129

L. BONNEMAISON. — Aphides et traitements insecticides du Pommier . II. — Traitements insecticides et acaricides..... 151

M.-B. BOUCHÉ. — Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. I. — Vers l'analyse quantitative globale des prairies..... 529

M.-B. BOUCHÉ, M. BEUGNOT. — Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. — L'extraction des macroéléments du sol par lavage-tamisage 537

A. BURGERJON. — Étude des facteurs responsables du rythme nycthéméral de la prise alimentaire des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF et des conséquences sur la virose cytoplasmique..... 353

Josette CALS-USCIATI. — Les relations hôte-parasite dans le couple *Ceratitis capitata* WIEDEMANN (*Diptera Trypetidae*), et *Opius concolor* SZEPLIGETTI (*Hymenoptera, Braconidae*). I. — Morphologie et organogenèse de *Ceratitis capitata* (Développement larvaire et nymphal) et d'*Opius concolor* (Développement embryonnaire et larvaire)..... 427

H. CANGARDEL, J. STOCKEL. — Recherches par élevage en insectarium et par piégeage sexuel, sur le cycle annuel de l'alucite des céréales *Sitotroga cerealella* OLIV. *Lep. Gelechiidae* et sur le rôle des cultures de blé et de maïs dans le maintien de l'espèce en Aquitaine (France)..... 311

R. CAUSSE. — Ontogenèse des cellules reproductrices chez *Ceratitis capitata* WIEDEMANN (Diptère *Trypetidae*)..... 35

J.-C. CAYROL, Simone COMBETTES. — Étude histopathologique de l'anguillulose des feuilles du Chrysanthème sur cultures monoxéniques..... 119

J.-P. CHAMBON. — Contribution à l'étude de la biologie de *Microgaster tiro* REINH. Hyménoptère *Braconidae*, parasite de la Tordeuse des céréales : *Cnephasia pumicana* ZELLER Lepidoptère *Tortricidae* 65

P.-F. GALICHET. — Contribution à l'étude de trois pyrales de la Canne à sucre appartenant au genre néotropical *Diatraea* GUILDING 55

G. GAUBEL, D. MUGNIERY, R. RIVOAL. — Distribution de l'anguillule des bulbes et des tiges, *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV, dans le sol, à l'intérieur d'un foyer d'attaque sur trèfle 385

W. della GIUSTINA. — Étude sur les fluctuations des populations d'insectes vivant dans les serres légumières de la région parisienne 5

W. della GIUSTINA. — Intégration de méthodes de lutte contre les ravageurs des plantes légumières cultivées en serre. Premiers résultats 367

G. IPERTI, J. BRUN, Jeanne DAUMAL. — Possibilité de multiplication des coccinelles coccidiphages et aphidiphages (*Coleopt. Coccinellidae*) à l'aide d'œufs d'*Anagasta kühniella* Z. (*Lepidopt. Pyralidae*) 555

S. H. KHAN. — On the mononchid nematode Genera *Bathyodontus* FIELDING, 1950 and *Mirolaimus* ANDRÁSSY, 1956, with a description of *M. indicus* n. sp. (Les nématodes Mononchidae des genres *Bathyodontus* FIELDING, 1950 et *Mirolaimus* ANDRÁSSY, 1956. Description de *M. indicus* n. sp.) 507

A. KERMARREC, C. SCOTTO LA MASSESE. — Données nouvelles sur la composition et la dynamique de la nématofaune des sols des Antilles françaises 513

Y. de LUCA. — Catalogue raisonné des insectes des Antilles françaises. 4. — *Coleoptera* : *Bruchidae* 103

J. MISSONNIER, E. BRUNEL. — Étude comparative de la biologie de deux souches d'*Hylemyia antiqua* MEIG., l'une sensible et l'autre résistante aux produits insecticides organo-halogénés 83

J. MISSONNIER. — Les ennemis naturels de la Mouche de la betterave observés en France de 1949 à 1963 (*Pegomyia betae* CURTIS, *Diptera Muscidae*) 169

NGUYEN THANH-XUAN. — Études de la diapause imaginale de *Psylla pyri* L. (*Homoptera-Psyllidae*). I. — Déterminisme du polymorphisme saisonnier des adultes 281

R. PHILIPPE. — Biologie de la reproduction de *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera, Chrysopidae*) en fonction de l'alimentation imaginale 213

J.-M. PINET, J. BERNARD. — Essai d'interprétation du mode d'action de la vapeur d'eau et de la température sur un récepteur d'insecte 483

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Utilisation d'une microméthode de détection (Auxotab) pour la recherche qualitative d'activités enzymatiques dans les tissus d'insectes. Tube digestif 229

L.-M. de REGGI. — Une méthode d'élevage du puceron *Myzus persicae*. Application à l'étude de l'influence de la photopériode et de la thermopériode sur la distribution des naissances 545

J.-P. VINCENT, J.-P. QUERE. — Quelques données sur la reproduction et sur la dynamique des populations du rat musqué *Ondatra zibethica* L. dans le nord de la France 395

A. M. WAKID, E. A. ELBADRY et M. A. ELAAL. — Effects of gamma radiation on the fertility of the spider mite *Tetranychus arabicus* ATTIAH. (Effets des radiations gamma sur la fertilité du tétranyque *Tetranychus arabicus* ATTIAH) 375

A. M. WAKID, E. A. ELBADRY et M. A. ELAAL. — Effects of gamma radiation on the spider mite *Tetranychus arabicus* ATTIAH. II. — Irradiation of larvae. (Effets des radiations gamma sur le tétranyque *Tetranychus arabicus* ATTIAH. II. — Irradiation des larves)..... 379

T. YOUNES. — Expression mathématique de quelques caractères morphologiques de *Xiphinema* (*Nematoda, Dorylaimida*)..... 109

Notes.

P.-F. GALICHET. — Élevage d'*Apanteles flavipes* CAMERON (*Hym. Braconidae*) au laboratoire sur deux espèces du genre *Diatraea* GUILD. (*Lep. Pyralidae*) 255

G. IPERTI, L.-A. BUSCARLET. — Contribution à l'étude d'une migration d'*Adonia 11 notata* SCHN. (*Coleoptera, Coccinellidae*) par marquage avec l'irridium 191 stable..... 249

Information 417

Chronique des livres..... 419, 261

CONTENTS

Lucienne BAUD. — Some biochemical characters in *Bombyx mori* L. larvae subjected to total starvation. Occurrence of two successive phases 497

C. BENASSY, Ch. PINET. — Notes on *Unaspis yanonensis* KUW. (*Homoptera Diaspidinae*) in the « Alpes-Maritimes »..... 187

A. BENOIS. — Brood evolution and life cycle of *Camponotus vagus* SCOP. (= *Pubescens* FAB.) in the Antibes region..... 325

J. BONFILS. — Descriptive catalogue of the insects of the french west Indies. 5. — *Dermaptera*..... 271

L. BONNEMAISON. — Aphids and insecticide treatments of the apple-tree. I. — Factors of rapid aphidian multiplication on the apple-tree..... 129

L. BONNEMAISON. — Aphids and treatments of apple-tree with insecticides. II. — Treatments with insecticides and miticides..... 151

M.-B. BOUCHÉ. — Contribution towards the methodological approach of the study of biocenoses. I. — Towards global quantitative analysis of grassland 529

M.-B. BOUCHÉ, M. BEUGNOT. — Contribution towards the methodological approach of the study of biocenoses. II. — Extraction of the soil's macroelements by washing-sifting..... 537

A. BURGERJON. — Study of the factors responsible of the nycthemeral rhythm of the food intake in *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. caterpillar and of the incidence on the cytoplasmic virus disease..... 353

Josette CALS-USCIATI. — Host-parasite relationships in the *Ceratitis capitata* WIED. (*Diptera, trypetidae*) and *Opius concolor* SZEPL. (*Hym. braconidae*) couple. I. — Morphology and organogenesis of *Ceratitis capita* (larval and pupal development) and *Opius concolor* (embryonic and larval development) 427

H. CANGARDEL, J. STOCKEL. — Studies by insectary rearing and by sex trapping of the life history of *Sitotroga cerealella* and of the role played by the maize and wheat crops in Aquitaine in the maintenance of the species.. 311

R. CAUSSE. — The ontogenesis of reproductive cells in *Ceratitis capitata* WIED. *Diptera, Trypetidae*) 35

J.-C. CAYROL, Simone COMBETTES. — Histopathological study of the Chrysanthemum leaves eelworms disease in monoxenic cultures..... 119

J.-P. CHAMBON. — Contribution to the study of the biology of *Microgaster tiro* REINH. (*Hymenoptera, Braconidae*) parasite of the Tortricid moth *Cnephasia pumicana* ZELLER (*Lepidoptera Tortricidae*) on cereals..... 65

P.-F. GALICHET. — Contribution to the study of three Sugar cane *Pyralidae* belonging to the neotropical genus *Diatraea* GUILDING..... 55

G. CAUBEL, D. MUGNIERY, R. RIVOAL. — Distribution of the stem nematode, *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV, in soil within the centre of attack in red clover..... 385

W. DELLA GIUSTINA. — Study on the fluctuations of insects populations living in vegetable glasshouses in the Parisian region..... 5

W. DELLA GIUSTINA. — Integrated control in the vegetable glasshouse 367

G. IPERTI, J. BRUN, Jeanne DAUMAL. — Possible rearing of coccidiphagous and aphidiphagous coccinellids (Col., Cocc.) preying on alternative food: eggs of *Anagasta kühniella* Z. Lepi. *Pyralidae*..... 555

S. H. KHAN. — On the mononchid nematode genera *Bathyodontus* FIELDING, 1950, and *Mirolaimus* ANDRÁSSY, 1956, with a description of *M. indicus* n. sp..... 507

A. KERMARREC, C. SCOTTO LA MASSESSE. — New data on the composition and dynamics of the nematofauna in french west Indian soils..... 513

Y. DE LUCA. — Descriptive catalogue of the insects of the french West Indies. 4. — *Coleoptera* : *Bruchidae*..... 103

J. MISSONNIER, E. BRUNEL. — Comparative study of the biology of *Hylemyia antiqua* M. strains, sensitive and resistant to organochlorine insecticides 83

J. MISSONNIER. — Natural enemies of the mangold fly (*Pegomyia betae* CURT., *Diptera Muscidae*)..... 169

NGUYEN THANH-XUAN. — Determinism of the seasonal forms of pear Psylla, *Psylla pyri* L..... 281

R. PHILIPPE. — Biology of the reproduction of *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera, Chrysopidae*) and effect of imaginal nutrition..... 213

J.-M. PINET, J. BERNARD. — Attempt to explain the mode of action of humidity and temperature on an insect receptor..... 483

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Application of a micro detection method to the qualitative analysis of enzymatic activities in insect tissues. Gut of the insects 229

L.-M. DE REGGI. — A rearing method for the Aphid *Myzus persicae*. Applying of this method to the study of the photoperiod and thermoperiod influence on the birth distribution 545

J.-P. VINCENT, J.-P. QUERE. — Some data on reproduction and population dynamics of muskrat, *Ondatra zibethica* L. in Northern France 395

A. M. WAKID, E. A. ELBADRY and M. A. ELAAL. — Effects of gamma radiation on the fertility of the spider mite *Tetranychus arabicus* ATTIAH 375

A. M. WAKID, E. A. ELBADRY, M. A. ELAAL. — Effects of gamma radiation on the spider mite *Tetranychus arabicus* ATTIAH. II. — Irradiation of larvae. 379

T. YOUNES. — Mathematical expression of some morphological characters of *Xiphinema* genus (*Nematoda* : *Dorylaimida*) 109

Notes.

P.-F. GALICHET. — Rearing *A. flavipes* CAM. in the laboratory with *D. saccharalis* F. (*Lep. Pyralidae*) or *D. impersonatella* WLK. as hosts 255

G. IPERTI, L.-A. BUSCARLET. — Contribution to the study of a migration of *Adonia 11 notata* SCHN. (*Coleoptera, Coccinellidae*) by marking with stable iridium 191 249

Information 417

Book reviews 419, 261

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4), 577.

CONTENTS

Josette CALS-USCIATI. — Host-parasite relationships in the *Ceratitis capitata* WIED. (*Diptera, Trypetidae*) and *Opius concolor* SZEPL. (*Hym. Braconidae*) couple. I. — Morphology and organogenesis of *Ceratitis capita* (larval and pupal development) and *Opius concolor* (embryonic and larval development) 427

J.-M. PINET, J. BERNARD. — Attempt to explain the mode of action of humidity and temperature on an insect receptor 483

Lucienne BAUD. — Some biochemical characters in *Bombyx mori* L. larvae subjected to total starvation occurrence of two successive phases 497

S. H. KHAN. — On the Mononchid nematode genera *Bathyodontus* FIELDING, 1950, and *Mirolaimus* ANDRÁSSY, 1956, with a description of *M. indicus* n. sp. 507

A. KERMARREC, C. SCOTTO LA MASSESE. — New data on the composition and dynamics of the nematofauna in french West Indian soils 513

M.-B. BOUCHÉ. — Contribution towards the methodological approach of the study of biocenoses. I. — Towards global quantitative analysis of grassland 529

M.-B. BOUCHÉ, M. BEUGNOT. — Contribution towards the methodological approach of the study of biocenoses. II. — Extraction of the soil's microelements by washing-sifting 537

L.-M. DE REGGI. — A rearing method for the Aphid *Myzus persicae*. Applying of this method to the study of the photoperiod and thermoperiod influence on the birth distribution 545

G. IPERTI, J. BRUN, Jeanne DAUMAL. — Possible rearing of coccidiphagous and aphidiphagous coccinellids (Col., Cocc.) preying on alternative food : eggs of *Anagasta kühniella* Z. Lep. *Pyralidae* 555

Books reviews 569

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état défintif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit: M. Bibliotti, Centre national de Recherches agronomique 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1973	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	160 F	175 F	30 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	120 F	135 F	42 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	140 F	155 F	50 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	140 F	155 F	50 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	140 F	155 F	50 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	120 F	135 F	42 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 nos par an	160 F	175 F	55 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	120 F	135 F	40 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	140 F	155 F	50 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	140 F	155 F	50 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an	70 F	80 F	50 F
ANNALES D'ÉCONOMIE ET DE SOCIOLOGIE RURALES, 2 nos par an	60 F	66 F	30 F

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 35 F
Étranger sauf R. F. A. : 40 F
— Le numéro : France : 11 F
Étranger sauf R. F. A. : 12 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Recherches acridiennes à Madagascar.
262 p., 1972 ..... **80,00 F**

IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.
211 p., 1972 ..... **60,00 F**

Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B. Bouché.
671 p., 1972 ..... **150.00 F**

IIIe Conférence du Groupe Consultatif des Statisticiens forestiers, Jouy en Josas, 7-10 Septembre 1970.
332 p., 1972 ..... **139,75 F**

Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles 3-4 Décembre 1970.
412 p., 1972 ..... **50,00 F**

Organisme du sol et production primaire — IVe Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 Septembre 1971.
588 p., 1972 ..... **65,00 F**

La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969.
212 p., 1971 ..... **45,00 F**

VIIIe Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 Juin 1970.
560 p., 1971 ..... **65,00 F**

Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie) par D. Macquart, R. Gras, J. Mamy.
70 p., 1971 ..... **30,00 F**

IVe Congrès mondial I. A. A. L. D., Paris 20-25 Avril 1970.
342 p., 1971 ..... **53,75 F**

Les maladies des plantes maraîchères, par **C.-M. Messiaen et R. Lafon. (2e édition mise à jour).**
441 p., 1971 ..... **64,50 F**

Les maladies des plantes - Modes de développement et méthodes de lutte. Traduit de l'anglais par **J. Louvet.**
236 p., 1971 ..... **43,00 F**

Techniques d'étude des facteurs physiques de la Biosphère.
544 p., 1970 ..... **86,00 F**

Comptes rendus de la 4e Conférence trisannuelle de l'Association européenne pour la Recherche sur la pomme de terre, Brest, 8-13 septembre 1969.
298 p., 1970 ..... **48,37 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean Nicot.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1972, **4** (4).

TABLE DES MATIÈRES

Josette CALS-USCIATI. — Les relations hôte-parasite dans le couple *Ceratitis capitata* WIEDEMANN (*Diptera, Trypetidae*), et *Opius concolor* SZEPLIGETTI (*Hymenoptera, Braconidae*). I. — Morphologie et organogenèse de *Ceratitis capitata* (Développement larvaire et nymphal) et d'*Opius concolor* (Développement embryonnaire et larvaire).... 427

J.-M. PINET, J. BERNARD. — Essai d'interprétation du mode d'action de la vapeur d'eau et de la température sur un récepteur d'insecte..... 483

Lucienne BAUD. — Contribution à l'étude de la physiologie du jeûne chez un insecte. I. — Analyse de quelques caractères biochimiques au cours du jeûne absolu chez la Chenille de *Bombyx mori* L. : existence de deux phases successives..... 497

S. H. KHAN. — On the Mononchid nematode Genera *Bathyodontus* FIELDING, 1950, and *Mirolaimus* ANDRÁSSY, 1956, with a description of *M. indicus* n. sp. (Les nématodes Mononchidae des genres *Bathyodontus* FIELDING, 1950 et *Mirolaimus* ANDRÁSSY, 1956. Description de *M. indicus* N. sp.)..... 507

A. KERMARREC, C. SCOTTO LA MASSESE. — Données nouvelles sur la composition et la dynamique de la nématofaune des sols des Antilles françaises..... 513

M.-B. BOUCHÉ. — Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. I. — Vers l'analyse quantitative globale des prairies..... 529

M.-B. BOUCHÉ, M. BEUGNOT. — Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. — L'extraction des macroéléments du sol par lavage-tamisage 537

L.-M. DE REGGI. — Une méthode d'élevage du puceron *Myzus persicae*. Application à l'étude de l'influence de la photopériode et de la thermopériode sur la distribution des naissances..... 545

G. IPERTI, J. BRUN, Jeanne DAUMAL. — Possibilité de multiplication des coccinelles coccidiphages et aphidiphages (*Coleopt. Coccinellidae*) à l'aide d'œufs d'*Anagasta kühniella* Z. (*Lepidopt. Pyralidae*)..... 555

Chronique des Livres..... 596

Contents, see page 577

Les Annales de Zoologie-Écologie animale figurent dans Current Contents

I. N. 2. 0360 28 5.